

Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen

I. Formenreihen mit sechzehnkernigen Embryosäcken

Von

Emma Jacobsson-Stiasny

(Vorgelegt in der Sitzung am 30. Juni 1916.)

Der sechzehnkernige Embryosack ist nach seiner Auffindung sofort zu einem Zentrum theoretischer Betrachtungen geworden. Diese Betrachtungen knüpfen sich zum Teil an die Frage, ob diese Modifikation als ursprünglich oder als abgeleitet anzusehen ist. Dieses Problem wurde von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus behandelt. Besonders häufig bildete aber die Zahl der Teilungen, die zur Ausbildung dieses Typus führt, ein Argument für seine Einordnung an eine bestimmte Stelle der Entwicklungsreihe. Gerade auf Grund dieses Gesichtspunktes gelangten die Forscher jedoch zu ganz verschiedenartigen Resultaten. So wollte Campbell, der nur die Gesamtzahl der zur reifen Makrospore führenden Teilungen berücksichtigt, dem sechzehnkernigen Embryosack eine abgeleitete, Ernst, der zwischen den Stadien der Makrosporenbildung und -keimung eine Kluft sieht, wegen der vermehrten Teilung im Embryosack selbst, eine ursprüngliche Stellung zuweisen. Auf diese Frage nach der Stellung des sechzehnkernigen Embryosackes in der morphologischen Reihe einzugehen, ist hier nicht meine Absicht. Ich will es mir nur zur Aufgabe machen, nachzuweisen, daß dieser Typus einen Ausdruck bestimmter Entwicklungstendenzen darstellt, ob er das Anfangs- oder das Endglied gewisser Reihen bildet, bleibt dann noch eine offene Frage.

Meiner Auffassung nach erscheint der sechzehnkernige Embryosack als Ausdruck der Förderung.

Was nun die Zahl der Teilungen betrifft, die zur Entwicklung des Typus führen, so möchte ich diesbezüglich eine von Ernst und Campbell abweichende Auffassung vertreten. Wenn die Vorgänge der Makrosporenbildung- und Keimung auch theoretisch voneinander unabhängig sind, so beeinflussen sie einander doch aus dem Grunde, daß die vier Makrosporen benachbarte Zellen eines Gewebes darstellen und daher miteinander in Konkurrenz treten können. Wir dürften es nun beim sechzehnkernigen Embryosack mit einer Weiterentwicklung von vier Makrosporen zu tun haben, die infolge gegenseitiger Konkurrenz eine Reduktion ihrer Teilungen erfahren und daher statt zweieunddreißig nur sechzehn Kerne zur Entwicklung bringen. Nach meiner Auffassung haben wir es hier gegenüber dem Normalfall daher tatsächlich mit einer Reduktion der Teilungszahl zu tun, jedoch mit einer durch die günstigen Entwicklungsverhältnisse, durch die Aktivierung sämtlicher Makrosporen bedingten Reduktion. Ich glaube daher im Gegensatz zu Ernst, daß die Anzahl der Kerne des reifen Embryosackes, im Gegensatz zu Coulter, daß die Anzahl der Teilungen allein noch nicht zur Charakterisierung der Stellung genügen kann. Wir bedürfen hier nicht einer ausschließlich zahlenmäßigen Beschreibung des Vorganges oder des Resultates, sondern einer kausalmechanischen Darstellung. Im Sinne einer solchen erscheint die Reduktion der Teilungen nur zahlenmäßig einheitlich, in Wirklichkeit ist sie aber ganz heterogen. Diese Heterogenität kommt darin zum Ausdruck, daß die Reduktion einerseits Fälle primärer direkter Reduktion dieser Gewebe, andererseits aber auch Fälle sekundärer Reduktion umfaßt, die gerade durch eine Begünstigung mehrerer Makrosporen und die hiedurch gesteigerte Konkurrenz bedingt ist.

Meine Aufgabe ist es nun, auf Grund eines Vergleiches derjenigen Formenreihen, bei welchen ein sechzehnkerniger Embryosack zur Entwicklung gelangt, nachzuweisen, daß dieser Typus einen solchen Fall sekundärer Reduktion darstellt, und zwar aus dem Grunde, daß eine ganze Reihe von

Modifikationen regelmäßig als Parallelerscheinungen auftreten, die als Ausdruck der Förderung oder einer gerade durch Förderung bedingten Reduktion anzusehen sind.

Der Vergleich soll vor allem die Stadien von der Makrosporenbildung bis zur Reife des Embryosackes umfassen. Ich habe in diese Übersicht die *Piperales*, *Myrtales*, *Tricoccae*, die *Urticales*, *Spadiciflorae* und die *Compositen* eingeschlossen, weil bei ihnen entweder Vertreter mit einem sechzehnkernigen Embryosack nachgewiesen oder vermutet wurden und möchte hier auch einen Vergleich der *Contortae* anschließen, da mir bei dieser Reihe eine Entwicklung in gleicher Richtung vorzuliegen scheint.

Es ist nun eine auffallende Tatsache, daß alle Formkreise, die sechzehnkernige Embryosäcke aufweisen, beinahe vor allen anderen durch eine oft verwirrend große Mannigfaltigkeit bestimmter Stadien der Embryosackentwicklung ausgezeichnet sind. Als der extremste Fall dürften wohl die *Araceen* gelten, deren außerordentliche Variabilität zuerst an einer phylogenetischen Verwendbarkeit dieser Merkmale zweifeln lassen könnte. Meine Aufgabe war es nun gerade auch, die verschiedenen Modifikationen der Entwicklung des Embryosackes, die bei diesen Reihen auftreten, miteinander in Beziehung zu setzen. Dieses Ziel habe ich jedoch nicht damit zu erreichen gesucht, daß ich auf Grund eines großen morphologisch-systematischen Vergleiches den Versuch gemacht hätte, die verschiedenen Modifikationen in jedem einzelnen Fall voneinander abzuleiten. Ein solcher Vergleich dürfte momentan vielleicht auch noch verfrüht sein. Ich habe mich damit begnügt, die scheinbare Heterogenität der Verhältnisse dadurch etwas zu klären und gleichsam aufzuheben, daß ich die Modifikationen kausal miteinander in Beziehung setze, indem ich sie als Ausdruck der gleichen Entwicklungstendenz zu erklären suche. Diese Darstellung bildet daher zum Teil eine Vorarbeit, zum Teil wegen ihrer abweichenden Methodik eine Ergänzung eines zukünftigen morphologisch-systematischen Vergleiches.

In diesem Zusammenhang bedürfen die *Urticales* deshalb einer Darstellung, weil Shattuck hier bei *Ulmus americana* eine »condition intermediate between the regular angiosperm-

type and the sixteen-nucleate sac of *Peperomia* (103, p. 214) festgestellt hat.

Für die Morphologie von *Elatostema sessile* kann als der typische Fall der Einzelligkeit des Archespor gelten (114, p. 257). »Eine verhältnismäßig nicht seltene Erscheinung ist aber die Aktivierung von mehreren hypodermalen Zellen im Scheitel der Nucellaranlage für das Archespor (110, p. 273). Diese Begünstigung des Archespor ist aber gerade in Betracht des Verhaltens der anderen *Urticales* von besonderem Interesse. Aus der so gebildeten Makrosporenmutterzelle geht bei *Elatostoma sessile* direkt der achtkernige Embryosack hervor, wobei die Reduktionsteilung vollständig ausgeschaltet worden ist«, indem »weder wie in manchen anderen Fällen ein Anlauf zu ihr genommen wird, noch irgendwelche Abweichungen in dem diploid-somatischen Teilungsvorgang sich infolge der Entwicklungsänderung geltend machen« (110, p. 269). Es ist nun aber noch eine offene Frage, ob die direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle und das Ausbleiben der Reduktionsteilung als Ausdruck der Förderung oder der direkten Reduktion dieser Stadien anzusehen ist. Wenn es auch feststeht, daß hier eine Hemmung vorliegt, so bedarf es erst der Klärung, welcher Art diese Hemmung ist, ob sie nicht gerade auf eine Überernährung zurückgeführt werden muß. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint gerade die Vermehrung des Archespor von Bedeutung. Im Gegensatz zu diesem scheinbaren Ausdruck einer Förderung steht aber die Angabe, daß bei *Elatostoma sessile* auch der Fall eintreten kann, daß eine Samenanlage überhaupt keine Embryosackanlagen aufweist. Abbildung 28, Taf. VIII läßt es aber nicht als unwahrscheinlich erscheinen, daß gerade die besondere Aktivität einer größeren Zahl von Nucellarzellen dieses völlige Fehlen jeder Embryosackanlage hervorruft, indem auch der Fall eintreten kann, daß keine von diesen Zellen über ihre Konkurrenten die Oberhand gewinnt. Strasburger führt aber ferner auch an, daß sich auch solche Fälle finden, wo sich »aller Wahrscheinlichkeit nach in dem Augenblick, wo die Reduktionsteilung eingreifen sollte, eine Hemmung geltend macht, durch welche weitere Entwicklungsvorgänge verhindert werden«. Hier würde die

auftretende Hemmung, wenn dieser von Strasburger nur unter Vorbehalt gedeutete Fall sich bestätigt, überhaupt jede Weiterentwicklung verhindern. In Abbildung 25, Taf. VIII, ist ferner ein »Archespor in Resorption« wiedergegeben, wobei der morphologische Wert der drei linear angeordneten Plasmamassen noch der Klärung bedarf. Diese Fälle dürften sich aber wohl eher als Ausdruck direkter Reduktion deuten lassen. Eine solche direkte Reduktion infolge allzu geringer Nahrungszufuhr wäre aber bei einer Form wohl besonders bemerkenswert, deren Nahrungszufuhr sonst dazu hinreicht, um eine oöapogame Fortpflanzung zu gestatten. Diese Verhältnisse sind aber, wie aus dieser Darstellung zu ersehen ist, noch außerordentlich der Nachprüfung bedürftig.

Bei *Elatostoma acuminatum* geht »das Archespor (114, p. 144) aus einer subepidermalen Zelle« hervor. Sonst schwankt diese Art in ihrem Verhalten; sie kann noch die normalsexuelle Entwicklung mit Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle, regelrechter Bildung von vier Makrosporenanlagen und typischer Ausgestaltung des Embryosackinnern vollziehen oder der Kern ihrer Embryosackmutterzelle kehrt in den vegetativen Zustand zurück, nachdem er die ersten Stadien der Reduktionsprophase durchschritten hat und teilt sich somatisch. Dann gehen aus der Embryosackmutterzelle entweder unregelmäßig angeordnete Gruppen von meist vier Zellen hervor, von denen eine oder wohl auch zwei Zellen zur Embryosackbildung schreiten oder es geht aus der Embryosackmutterzelle — wie das in meinem Material ganz vorwiegend der Fall war — direkt der Embryosack hervor. Die apogam erzeugten Embryosäcke von *Elatostoma acuminatum* zeichnen sich aber dadurch aus, daß die Kernteilungen in ihnen regellos fortschreiten, daß es meist bei der Bildung von nur vier Kernen bleibt, die sich unbestimmt an der Embryosackwand verteilen...« (110, p. 284). Wir haben es daher bei *Elatostoma acuminatum*, wie aus dieser Beschreibung zu ersehen ist, mit ganz verschiedenen Verhältnissen zu tun. Neben der normalen, haploiden Tetrade finden sich Fälle, wo noch vier von Treub als Tetrade bezeichnete vegetative Zellen zur Ausbildung gelangen, die auf dem Wege »rückgängig

gemachter reduktioneller Prophasen der Reduktionsteilung entstanden sind« (110, p. 277), ein Vorgang der »immerhin seinen phylogenetischen Ursprung aus der Tetradenteilung schöpft« (110, p. 280). Neben diesen Modifikationen fand sich aber als das dominierende Verhalten in Strasburger's Material das Auftreten einer direkten Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack bei Ausfall der Reduktionsteilung, was »einen ähnlichen phylogenetischen Entwicklungsschritt in der Richtung zur Apogamie« darstellt, wie ihn *Elatostoma sessile* schon allgemein zurückgelegt hat. Treub, der wohl eine Teträdenbildung beschrieben hat, über die Art des Teilungsvorganges aber keine Angaben machen konnte, hatte bereits festgestellt (114, p. 144), daß zumeist die unterste Zelle, manchmal auch »la cellule fille supérieure« sich zum Embryosack entwickeln kann. »D'autrefois, plusieurs cellules-filles se développent, ce qui peut aller jusqu'à une équivalence bien prononcée... Je signale spécialement cette équivalence, parceque... il arrive que l'on trouve plus d'une macrospore ayant continué son développement.«

Die Tatsache, daß der Ausfall der Reduktionsteilung gerade in Verbindung mit einer solchen, bei den Urticales ganz ungewöhnlichen Vermehrung der Zahl entwicklungs-fähiger Makrosporen auftritt, dürfte wohl die Vermutung stützen, daß gerade eine Begünstigung der Ernährungsverhältnisse die Hemmung der Reduktionsteilung veranlaßt. Es würde dann auch nahe liegen, die Rückbildung der Kerne des Embryosackes als eine Folge gesteigerter Entwicklungsfähigkeit aufzufassen, indem gerade die Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen, infolge der durch sie bedingten Konkurrenz, die Reduktion der einzelnen Tetradenzellen verursacht. Aus der Beschreibung geht aber nicht hervor, welche Kernzahl im Embryosack derjenigen apogamen Formen auftritt, bei welchen die Makrosporenmutterzelle sich direkt in den Embryosack verwandelt. Daß auch hier nur eine Vierzahl von Kernen vorliegt, ist aber kaum zu erwarten; zum Teil schon deshalb nicht, weil eine so weitgehende Abnahme der Teilungszahl bisher überhaupt nur ein einziges Mal, nämlich von Dahlgren bei *Plumbagella* (23, p. 2) festgestellt werden

konnte. Es wäre dagegen eher zu erwarten, daß bei *Elatostoma acuminatum* auch eine Entwicklung im Sinne eines sechzehnkernigen Embryosackes auftreten kann.

Was die Beziehung von *Elatostoma acuminatum* und *sessile* betrifft, stehen die Ansichten Strasburger's und Modilewski's einander gegensätzlich gegenüber. Für Strasburger erscheint *Elatostoma sessile* als abgeleitet, und zwar deshalb, weil diese Art die vollkommene Ausschaltung der Reduktionsteilung, einen phylogenetischen Entwicklungsschritt im Sinne der Apogamie, der sich bei *Elatostoma acuminatum* erst angedeutet findet, schon zurückgelegt hatte (110, p. 280), indem auch die Prophasen der Reduktionsteilung bereits verschwunden sind. Im Gegensatz zu Strasburger sieht Modilewski dagegen *Elatostoma sessile* als die ursprünglichere Form an, weil die Eizelle hier trotz ihrer Diploidie noch alle Eigenschaften aufweist, wogegen bei *Elatostoma acuminatum* als Folge der Diploidie bereits ein Ausgleich der verschiedenen Eigenschaften der Embryosackzellen stattgefunden hat (80, p. 442). Beide Schlußfolgerungen leiden an dem Mangel, daß sie nur ein Teilmoment, entweder ausschließlich die Art der Kernteilung oder bloß die Zahl der Zellkerne des reifen Embryosackes berücksichtigen. Eine wirkliche Klärung dieser Frage ist aber augenblicklich wohl noch kaum möglich. Es wäre dagegen denkbar, daß zwischen den Modifikationen beider Arten in dem Sinne eine Beziehung besteht, daß sie eine Antwort auf die gleiche Ursache darstellen, daß die gleiche Entwicklungsförderung, auf welche die fakultative Vermehrung des Archespors von *Elatostoma sessile* und die Zunahme der Entwicklungsfähigkeit der vegetativen Tetrade, respektive die fakultative Vermehrung von Embryosäcken bei *Elatostoma acuminatum* zurückzuführen ist, auch das Ausfallen, respektive die Hemmung der Reduktionsteilung und damit in Verbindung auch das Unterbleiben der Wandbildung bewirkt, späterhin aber auch die apogame Weiterentwicklung ermöglicht. Dies bedarf jedoch erst eingehender Untersuchung. Die Art der Endosperm bildung ist bei *Elatostema* bisher überhaupt noch nicht beschrieben worden. Es wäre jedoch von großem Interesse zu sehen, ob auch hier haustorielle Endo-

spermkerne auftreten, in deren Entwicklung ein starker Nahrungsstrom zum Ausdruck kommt. Im Sinne dieser hier postulierten Begünstigung bei *Elatostoma* scheint aber wohl auch das Verhalten der anderen Urticaceen zu sprechen.

Unter diesen Urticaceen sind gerade die ersten Stadien in wenigen Fällen beobachtet worden. Bei *Urtica cannabina* sollen nach Modilewski drei Makrosporen auftreten, deren untere sich zum Embryosack entwickelt (80, p. 423). Strasburger, der *Urtica dioica* untersucht hat, betont jedoch, daß hier vier Makrosporen zur Ausbildung gelangen, deren beide unteren im Sinne der linearen Anordnung aufeinander folgen, während die beiden oberen sich mit ihnen kreuzen. Er meint (110, p. 248), daß Bilder, wo zwei Makrosporen sich in den Präparaten decken »Modilewski vorgelegen haben, da er angibt, daß die Embryosackmutterzelle von *U. dioica* und von anderen *Urtica*-Arten nur drei in einer Reihe liegende Zellen produziert.« Was die Anzahl der Kerne im reifen Embryosack betrifft, so hat Modilewski für *Urera baccifera* (80, p. 445), *Laportea moroides* (p. 443) und *Urtica dioica* (p. 430) einen »für die Urticaceen normalen Eiapparat, d. h. die Eizelle ohne Synergiden nachgewiesen (p. 445). Da jedoch zum Teil nur ältere Stadien vorliegen (p. 445), zum Teil ein klares Bild nicht erhalten wurde (p. 443), so kommt dieser Feststellung keine große Bedeutung zu, vor allem in Anbetracht dessen, daß Strasburger bei *Urtica dioica* das Auftreten von Synergiden nachgewiesen hat, die zu dem Zeitpunkt, wo die Polkerne verschmelzen, noch kräftig entwickelt sind (110, Abb. 17, Taf. VII). Besonderes Interesse verdient in diesem Zusammenhange das Verhalten von *Urtica cannabina*, wo »die Synergiden in dem reifen Embryosack ganz fehlen und wahrscheinlich frühzeitig verschwinden, ohne zur Differenzierung zu gelangen. Modilewski konnte hier aber ferner auch eine Vermehrung der Antipoden feststellen. »Bei *Urtica cannabina* ist... eine Tendenz zur Vermehrung der Antipoden, die aber nur bis auf fünf steigt. Es trat diese Erscheinung dort auf, wo der sekundäre Embryosackkern ungeteilt blieb und die Eizelle zu einem größeren Embryo sich entwickelt hat... Wenn hier die Teilung des Endosperms nicht statt-

findet und nur der Embryo sich teilt, können die Antipoden einen gewissen Überfluß von Nahrung für sich behalten, dann teilen sie sich und übernehmen eine Zeitlang die ihnen nicht angehörige Funktion der Ernährung des Embryos«... (80, p. 464). Aus dieser Darstellung würde man schließen, daß in Korrelation mit einem Ausfall der Teilung des Endospermkerns eine Vermehrung der Antipodenzahl auftreten kann. Ob wir es hier wirklich mit einer Vermehrung der Antipoden zu tun haben, die an Stelle der Teilung des Endospermkerns auftritt und nicht mit einer Vermehrung, die zeitlich schon vor der Teilung des Endospermkerns stattfindet, bliebe dann immer noch der Nachprüfung bedürftig. Ein ganz anderes Bild der Verhältnisse empfängt man aber auf Grund der Angabe, daß diese Vermehrung der Zahl der Antipoden vielleicht eine unregelmäßige Verteilung der ersten acht Kerne als Grund hat« (80, p. 424). Diese Angabe macht es wahrscheinlich, daß wir es bei *Urtica cannabina* in manchen Fällen nicht mit einem frühzeitigen Verschwinden von Synergiden, sondern mit ihrer ganz ungewöhnlichen Verlagerung an das antipodiale Ende des Embryosackes zu tun haben. Diese Zunahme würde jedoch in dem einen Fall einer im Verhältnis zur mikropylaren Hälfte nur relativen, im anderen Falle einer gewissermaßen absoluten Förderung der Chalaza entsprechen. Im Sinne einer solchen bloß relativen Förderung könnte die Tatsache gelten, daß in anderen Fällen wie z. B. bei *Laportea moroides* die Zellen des Eiapparates »im Vergleich zu den vegetativen Zellen der Pflanze außerordentlich klein sind.« (80, p. 443.) Für eine absolute Förderung dieser Stadien bei *Urtica cannabina* dürfte dagegen die haustorielle Entwicklung des Embryosackes und das Auftreten haustorieller Endospermkerne sprechen.

Für *Parietaria officinalis* sind die ersten Stadien nicht beschrieben (80, p. 446). »Der Embryosack enthält hier« nach Modilewski »einen gewöhnlichen Eiapparat«. Bei *Laportea moroides* konnte er »die typische Tetradenteilung nicht beobachten, nur die erste Teilung war einigemal sichtbar«. (80, p. 443.) »Der Eiapparat ist dadurch bemerkenswert, daß seine Zellen im Vergleich zu den vegetativen Zellen der Pflanze außerordent-

lich klein sind. Die drei Antipoden, der sekundäre Embryosackkern und die Eizelle sind wie bei allen anderen Urticaceen normal ausgebildet, Synergiden fehlen« (p. 443). Damit scheint jedoch auch nur ausgedrückt zu sein, daß die Synergiden bloß eine kurze Lebensdauer aufweisen. Auch bei *Urera baccifera* fehlen die jüngsten Stadien (p. 445). »Die Samenanlagen besaßen einen Embryosack mit für die Urticaceen normalem Eiapparat, d. h. die Eizelle ohne Synergiden, die beiden Endospermkerne und kleine Antipoden. Die letzteren sind so klein, daß ihre Zahl schwer festzustellen, aber sie übersteigt wahrscheinlich nicht drei.« Das Fehlen der Synergiden zu einem späteren Zeitpunkt dürfte auch hier nur auf ihre kurze Lebensdauer zurückzuführen sein. Bei *Pilea* konnte Modilewski die Ausbildung eines normalen Eiapparates mit Synergiden feststellen (80, Abb. 30, p. 437).

Unter den *Cannabinaeae* haben Briosi und Tognini (3, p. 137) bei *Cannabis sativa* eine einzige Archesporozelle und die direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle beschrieben. Zinger bemerkt diesbezüglich bereits, daß diese beiden Autoren »der irrigen Meinung sind, daß die Embryosackmutterzelle ohne sich zu teilen zum Embryosack wird« (122, Anmerk. 3, p. 211) und die Betrachtung der von Briosi und Tognini gegebenen Abbildung führt zu dem gleichen Resultat. Modilewski konnte hier (80, p. 460) in dem außerordentlich langgestreckten Embryosack an der Basis zahlreiche haustorielle Endospermkerne, in einem Falle an ihrer Stelle auch einen einzigen, ganz besonders vergrößerten Kern feststellen. Bei *Humulus Lupulus* wurde die Ausbildung von drei bis vier Makrosporen nachgewiesen, deren chalazale sich zum Embryosack entwickelt (119, p. 8). Ob es sich auch hier nur um eine Variation der Lagerung handelt, bleibt noch dahingestellt. Nach Abbildung 8 und 9, p. 12 zu schließen, gelangen hier nur drei Antipoden zur Entwicklung. Bei *Humulus japonicus* konnte Modilewski haustorielle Endospermkerne feststellen (80, p. 459).

Unter den Moraceen ist die Gattung *Dorstenia* von Modilewski in mehreren Arten untersucht worden. Für die ersten Stadien liegen aber nur Angaben für *Dorstenia turneri-*

folia vor, wo Modilewski (80, p. 455) »in ähnlicher Weise wie bei den Urticaceen... nur drei Tochterzellen beobachtet hat, von denen die untere sich zum Embryosack entwickelt«. Die reife Makrospore ist durch eine Vermehrung der Antipoden charakterisiert. Während Modilewski bei *Dorstenia turnerifolia* (80, p. 455) aber nur in einigen Fällen mehr als drei Antipoden beobachten konnte, sind dieselben bei den beiden andern Arten immer in Mehrzahl vorhanden. »In der Regel schwankt die Zahl zwischen fünf und zehn... In Embryosäcken, wo junge Embryonen vorhanden sind, steigt die Zahl der Antipoden selbst bis vierzehn« (73, p. 451). Die Förderung dieser Stadien kommt hier aber außer in der Vermehrung der Zellenzahl auch in der außerordentlichen haustoriellen Vergrößerung des Embryosackes zum Ausdruck (80, p. 452). Sie dürfte auch aus dem Auftreten von Parthenogenesis bei *Dorstenia drakeana* und *contrayerva* zu ersehen sein.

Für die Gattung *Ananassa* liegen Befunde von Tischler vor, der bei der Rasse Charlotte de Rothschild »ein paarmal noch das Archespor erhalten sah, das in einem Falle anstatt aus einer sogar aus zwei Embryosackmutterzellen bestand.« »Im übrigen war wohl überall die Tetradenteilung vollendet« (112, p. 31). »In den zur normalen Reife gediehenen Embryosäcken lagen dann die drei Zellen des bereits degenerierten Eiapparates, die beiden Polkerne... und einige Male sehr deutlich die Antipoden. Letztere interessieren uns hier besonders, weil wir bei der parthenogenetischen Endosperm-bildung gerade an ihrer Stelle einen eigentümlichen »Basalapparat« finden werden, der leicht mit ihnen verwechselt werden kann.« Tischler hebt ferner die Größenzunahme bei diesen Zellen und ihre an die Ranunculaceen erinnernde Kernvermehrung hervor. »Die Vermutung, daß wir es bei diesen progressiv veränderten Antipoden doch mit bestimmten Endospermzellen zu tun haben,« kann Tischler wiederlegen. »Dagegen kann ich nicht völlig die Möglichkeit ausschließen, daß die soeben als veränderte Antipoden angesehenen Zellen vielleicht zu den ...Nucellarsprossungen gehören« (112, p. 32). Während bei der ceylonischen Rasse Charlotte de Rothschild

niemals Endospermbildung auftrat, konnte Tischler diesen Vorgang bei zwei javanischen Rassen beobachten (112, p. 74). Hier »hat sich sehr charakteristisch durchweg in der Gegend der ehemaligen Antipoden ein »Basalapparat« gebildet, der außerordentlich an das von Campbell als Antipoden gedeutete Gewebe bei *Sparganium* erinnert (112, p. 33). »Mir fällt auf, daß die angeblichen »Antipoden« hier ebenfalls erst nach der Befruchtung sich zu diesem starken Zellkomplex vermehren sollen und ich möchte behaupten, daß die erneute Untersuchung vielleicht hier auch einen endospermalen »Basalapparat« feststellen konnte. Sonst wäre die äußere Ähnlichkeit zweier morphologisch ungleichwertiger Zellelemente eine sehr verwunderliche.« Tischler lagen die Stadien, die zur Entwicklung dieses Gewebes führten, keineswegs vollständig vor. »Als Kriterium, ob wir es bei *Ananassa* mit veränderten Antipoden... oder einem endospermalen Gewebe zu tun haben, dient mir die Existenz von freien Kernen des Embryosackwandbelages, die sich immer schon vor dem Basalapparat einstellen« (112, p. 33). Dieser Fall erscheint aber trotz dieses Einwandes noch nicht ganz geklärt. Es wäre ja keineswegs ausgeschlossen, daß die Antipoden hier, im Gegensatz zum gewöhnlichen Verhalten, erst nach dem Auftreten von freien Zellkernen Teilungen erfahren und sich zu diesem Gewebe entwickeln. Wenn jedoch Tischler's Deutung tatsächlich zutreffen sollte, so bietet dieser Fall schon deshalb viel Interesse, weil wir hier dann bei nah verwandten Rassen zwei morphologisch ganz ungleichwertige Formen chalazaler Förderung vor uns haben. Die gleiche Ursache dürfte hier in dem einen Falle das besondere Wachstum der Antipoden, in dem anderen Falle die Anhäufung plasmareicher Endospermzellen veranlaßt haben. Dieses Verhalten würde aber einen Hinweis dafür bilden, daß auch eine morphologische Ähnlichkeit ungleichwertiger Zellelemente sich als Reaktion auf die gleiche Ursache sehr wohl begreifen läßt. Nebst diesem Auftreten einer besonderen Förderung der Antipoden und des chalazalen Endosperms konnte Tischler bei zwei der von ihm untersuchten Rassen an Stelle des Endosperms eigentümliche Nucellarsprossungen feststellen, die auch den Anfangsstadien

junger Embryonen gleichen. Gerade in Anbetracht dieser scheinbar besonderen Lebenskraft von Antipoden, chalazalem Endosperm oder einzelner Nucellarzellen bedarf die besonders Hinfälligkeit des ganzen Eiapparates von *Ananassa*, der schon vor dem Zeitpunkt der Polkernverschmelzung degeneriert ist (112, p. 31), der Erwähnung. Eine Befruchtung der Eizelle konnte daher überhaupt nicht mehr beobachtet werden.

Ebenso wie bei *Ananassa* konnte Tischler auch bei *Ficus hirta* eine parthenogenetische Endospermibildung feststellen. Bei dieser Form teilt sich »La cellule-mère« nach Treub (113, p. 131), ... »en trois ou quatre cellules superposées, de la façon normale«, wodurch eine Tetrade zur Entwicklung gelangt, deren chalazale Zelle den Embryosack liefert. Über die Art des Teilungsvorganges konnte Treub infolge der besonderen Schwierigkeiten des Materials keine Angaben machen. Es bleibt daher noch vollkommen ungeklärt, ob bei *Ficus hirta* trotz eines Auftretens haploider Makrosporen Parthenogenesis vorliegt, oder ob wir es mit einem ähnlichen Verhalten zu tun haben wie bei manchen apogamen Formen von *Elatostema acuminatum*, deren vier Makrosporen somatische Zellen darstellen. Bezüglich der weiteren Entwicklung des Embryosackes bemerkt Treub (113, p. 138), daß »dans les jeunes sacs embryonnaires où la différenciation des éléments vient d'avoir lieu, il y a trois antipodes, trois cellules peu distinctes constituant l'appareil sexuel et deux noyaux polaires...«. Es gilt hier ebenso wie für *Ananassa*, daß das ensemble de cellules au sommet du sac embryonnaire ne ressemble pas beaucoup à un appareil sexuel normal et bien conformé.« Trotzdem soll der Embryo hier aber noch aus der Eizelle hervorgehen (113, p. 147).

Die jungen Entwicklungsstadien von *Ficus Carica* stimmen nach Tischler mit den Befunden bei *F. hirta* überein (112, p. 16). Leider fehlen auch hier cytologische Befunde. Aus der chalazalen Makrospore entwickelt sich ein normaler acht-kerniger Embryosack, dessen sekundärer Embryosackkern eine im Vergleich zu den Kernen des Eiapparates außerordentliche Mächtigkeit aufweist. Aus diesem sekundären Embryosackkern geht später das parthenogenetische Endo-

sperm hervor (112, p. 17). »Die Eizelle konnte sich bei ausbleibender Befruchtung ungewöhnlich vergrößern, ja einmal bestand sogar eine sehr große Wahrscheinlichkeit, daß sich ihr Kern mehrfach zu teilen vermochte, so daß mindestens 132 freie Kerne zu zählen waren... Ist meine Deutung richtig, so wäre hier eine echte Parthenogenesis vorhanden, allerdings auf einer sehr niedrigen Stufe stehen geblieben« (112, p. 73). Eine ziemlich ausführliche Schilderung der Verhältnisse liegt ferner von Cunningham für *Ficus Roxburghii* vor. Über die Entwicklung von Archespor und Makrosporen fehlen hier die Angaben. »The centre of the nucellus is occupied by a huge embryo-sac... there do not, as a rule, appear to be any oosphere, synergidae or antipodal cells only in one case I have been able to detect anything which might possibly be taken to represent an oosphere and synergidae, and in that the appearances were doubtful, and such as could only correspond with elements of very abortive character« (22, p. 32). »Within the general mass of nucellar parenchyma... and immediately around the embryosac, a certain number of small flattened cells... are present. Immediately beneath the apical cap... is a large and peculiar cell of this type... in close relation to the outer surface of the apex of the embryosac (22, p. 32).« »The ...cell continues to increase more and more in prominence, pressing down, invaginating and apparently ultimately penetrating through the apex of the embryosac, and, at the same time, the peripheral cells shoot out into long horn-like processes... a series of three cells arises within the central cell arranged in linear series... At a period when the embryogenic cell already has begun to enlarge, ...the sac... continues, in some cases at all events, to retain its original, single ...nucleus. A little later, however, this disappears and is replaced by a large number smaller secondary ones, which are scattered over the inner surface of the wall of the sac, and at the same time an increase in the substance of the network of cytoplasm seems to occur« (22, p. 34). Nach dieser Schilderung würden wir es bei dieser *Ficus*-Art mit ganz ungewöhnlichen Verhältnissen zu tun haben indem der primäre Embryosackkern jede Fähigkeit einer Teilung ver-

loren hat, obwohl die Ernährungsverhältnisse dazu hinreichen, eine apicale Nucellarzelle zu einer direkten Umwandlung in den Embryo zu veranlassen. Tischler hat jedoch bereits bemerkt, daß es fraglich sei, ob die Angabe von einer unvollständigen Entwicklung des Embryosackes auch mit Hilfe der moderen Mikrotomtechnik bestätigt werden würde (112, p. 12). Ein Vergleich der von Cunningham und Treub gegebenen Abbildungen läßt aber eine Umdeutung in dem Sinne als notwendig erscheinen, daß wir es auch bei *Ficus Roxburghii* nicht mit hornartigen Auswüchsen von Nucellarzellen zu tun haben, welche den ungeteilten Embryosack umklammern, sondern daß dieser Beschreibung ein bestimmtes Bild des plasmatischen Wandbelages zugrunde lag und daß sich auf dieses Stadium der Endosperm bildung auch Cunningham's Schilderung einer zu einem späteren Zeitpunkt im Embryosack auftretenden Kernteilung bezieht. Dies läßt es aber wahrscheinlich erscheinen, daß auch der Embryo aus einer Zelle des Embryosackes selbst hervorgeht, daß also Abbildung 15, Taf. V (22) die gleichen morphologischen Verhältnisse für *Ficus Roxburghii* wie Abbildung 10, Taf. XXIV (113) für *Ficus hirta* wiedergibt. Der primäre Embryosackkern müßte dann aber im Sinne Tischler's und im Widerspruch zu Cunningham's Schilderung, Zellteilungen erfahren.

Für *Celtis occidentalis* fehlen die ersten Stadien. Der Eiapparat ist plasmaarm und macht den Eindruck, als ob er im Begriff wäre zu degenerieren. Bei *Celtis australis* erscheint er aber in normaler Weise ausgebildet (80, p. 457). Den Endospermkern wie auch die Antipoden konnte Modilewski nicht nachweisen. Der Embryosack wächst zu einem gewaltigen Makrosporenhäustorium aus. Unter den Ulmaceen wurde *Ulmus americana* von Shattuck untersucht, der hier eine direkte Umwandlung der Makrospore in den Embryosack nachweisen konnte (103, p. 213). »While no instance of more than one megaspore was found, the fact that there are frequently two embryo sacs in the older stages at once suggests the possibility that the megaspore mother cell in *Ulmus* may yet be found... to vary in the number of megaspores it forms or possibly to form occasionally two mother

cells. This would account for the double embryo sacs«. Die beiden Abbildungen, auf welche Shattuck hierbei hinweist, scheinen nun deutlich dafür zu sprechen, daß diese beiden Fälle parallel zur Entwicklung gelangen, daß das Auftreten doppelter Embryosäcke entweder auf eine fakultative Ausbildung zweier Makrosporenmutterzellen oder auf die getrennte Weiterentwicklung zweier Zellen einer Tetrade zurückzuführen ist. Diese Schlußfolgerung ergibt sich mit Notwendigkeit aus der Betrachtung der in Abbildung 55 und 56, Taf. IX (103) wiedergegebenen doppelten Embryosäcke. Während diese in Abbildung 55 in einem Schnitte neun, respektive zwölf Kerne aufweisen und durch eine deutliche Längswand voneinander geschieden sind, erscheinen die Embryosäcke in Abbildung 56 nur je vierkernig und bloß von einer gemeinsamen Wand umschlossen.

Die Polaritätsverhältnisse sind sehr mannigfaltig. Im Vierkernstadium erscheinen die vier Kerne entweder zu zweien polar (Abbildung 27, Taf. VII) oder linear (Abbildung 26) oder kreuzförmig angeordnet zu sein. Im Achtkernstadium findet sich entweder die normale Polarität (Abbildung 30, Taf. VIII) oder eine Begünstigung des chalazalen Pols, indem hier fünf Kerne auftreten (Abbildung 29, Taf. VII), außerdem aber wahrscheinlich wie in Abbildung 28 auch eine kreuzweise Lagerung. »After reaching the eight-nucleate stage there are, in a majority of cases, no further nuclear divisions. . . . However, in very many cases, there is further nuclear division without any indication of polarity, the nuclei being distributed promiscuously throughout the cytoplasm. . . . Mitotic figures were not found in the sac after the eight-nucleate stage was reached, but many sacs were examined containing as high as twelve (occasionally more) free nuclei very evenly distributed. . . . Later a number of embryosacs were found having more than eight nuclei and showing polarity. In these four nuclei were in the micropylar and eight or more in the antipodal end of the sac« (103, p. 214). In den Fällen vermehrter Kernzahl wurde bei *Ulmus* bis jetzt daher das Fehlen jeder Polarität oder auch Bipolarität nachgewiesen, wobei die Bipolarität aber vor allem in späteren Stadien aufzutreten scheint. Die

sonst in sechzehnkernigen Embryosäcken so häufige kreuzweise Lagerung wurde zwar bisher nicht festgestellt, dürfte aber, nach Abbildung 28, Taf. VII zu schließen, auch möglich sein, wenn sie auch jedenfalls nicht so überwiegend auftritt wie in anderen sechzehnkernigen Embryosäcken.

Diejenigen Fälle, wo eine größere Anzahl von Kernen im chalazalen Ende des Embryosackes zu liegen kommen, erinnern an die Verhältnisse bei Stackhousiaceen und Gunneraceen, wo gleichfalls eine Vermehrung der antipodalen Kerne schon vor der Zellbildung stattgefunden hat. Ob man nun im Sinne Ernst's einen wesenhaften Unterschied zwischen einer Vermehrung der chalazalen Kerne vor und nach der Zellwandbildung sehen will (31 a, p. 243) oder nicht, so steht jedenfalls fest, daß in beiden Fällen eine Förderung des chalazalen Endes vorliegt. Diese Förderung geht bei *Ulmus americana* so weit, daß »several cases were found where a well formed egg appeared in the antipodal end of the sac« (103, p. 215) und daß neben dem mikropylaren auch ein chalazaler Embryo auftreten kann. Diese analoge Förderung der beiden Pole des Embryosackes von *Ulmus americana* ist auch in Anbetracht dessen bemerkenswert, daß der Pollenschlauch von *Ulmus* zwar immer aporogam verläuft, bezüglich seiner Eintrittsstelle in den Embryosack jedoch in dem Sinne Modifikationen aufweist, daß diese Eintrittsstelle entweder der Mikropyle oder der Chalaza genähert sein kann.

In der Verschmelzung mehrerer Polkerne zum sekundären Embryosackkern (103, p. 214), schließt sich *Ulmus* den anderen sechzehnkernigen Embryosäcken an.

Was die Zahl der im Embryosacke auftretenden Kerne betrifft, finden sich bei *Ulmus* sehr mannigfaltige Verhältnisse, indem »eight to sixteen and occasionally more free nuclei« auftreten können (103, p. 219). Eine nähere Angabe über dieses von Shattuck nur in seiner Zusammenfassung erwähnte Auftreten einer über sechzehn hinausgehenden Kernzahl wäre jedesfalls sehr erwünscht. Damit erschöpft sich aber die Mannigfaltigkeit der Kernzahl bei *Ulmus* noch keineswegs. Es findet sich hier auch ein 103, Taf. IX, Abb. 56 dargestellter Fall von Vierkernigkeit des Embryosackes vor.

Dieser Fall bedarf aber noch der weiteren Untersuchung. In der Abbildung sind zwar nur zwei nebeneinander liegende, verschiedenen Makrosporen entsprechende vierkernige Embryosäcke wiedergegeben; es ist aber sehr leicht möglich, daß die folgenden Schnitte der Serie noch zwei weitere vierkernige Embryosäcke aufweisen und daß wir es hier mit einem Falle zu tun haben, wo alle Makrosporen einer Tetrade sich, wenn auch nicht durch Zellwände geschieden, so doch als getrennte Plasmamassen weiterentwickeln und infolge ihrer gegenseitigen Konkurrenz eine Reduktion der Kernzahl aufweisen, eine ähnliche Reduktion, wie sie auch jede Einzelmakrospore des sechzehnkernigen Embryosackes erfährt. Palm hat nun (89, p. 238) in diesem parallelen Auftreten eines vier- und eines sechzehnkernigen Embryosackes bei *Ulmus* einen Beweis dafür erblickt, daß es systematisch ganz wertlos sei, wieviele Makrosporen sich weiter entwickeln, daß nur der Teilungszahl der einzelnen Makrosporen Bedeutung zukommt. Der vierkernige und der sechzehnkernige Embryosack würde also »eine Weiterentwicklung (eines Urtypus) in derselben Richtung« darstellen, indem die Einzelmakrosporen beider eine Reduktion der Teilungszahl aufweisen. Diese Schlußfolgerung möchte ich nun gerne eingeschränkt sehen. Es dürften sich, worauf einzugehen ich Gelegenheit haben werde, verschiedene Fälle von Vierkernigkeit des Embryosackes finden. Außer dem Falle, der z. B. bei den Podostemonaceen vorzuliegen scheint, wo die Vierkernigkeit gerade einen Ausdruck der allgemeinen Reduktion darstellt, finden sich auch Fälle, wo die Vierkernigkeit gerade als eine Folge der Förderung erscheint, die sich in der Entwicklungsfähigkeit mehrerer Makrosporen äußert, die sich sekundär gegenseitig in ihrer Entwicklung hemmen. Bei einem solchen vierkernigen Embryosack erklärt sich die Reduktion der Kernzahl daher genau so wie die Reduktion der Einzelmakrospore im sechzehnkernigen Embryosack, sie ist hier wie dort eine Folge der Förderung mehrerer Makrosporen, sie ist hier wie dort eine Funktion der Makrosporenzahl. Eine solche Reduktion infolge Förderung dürfte nun auch zur Ausbildung des vierkernigen Embryosackes der Gattung

Ulmus führen. Shattuck nimmt zu dieser Frage scheinbar indirekt Stellung, indem er (103, p. 214) sagt: »the embryo sac of *Ulmus americana*... shows a condition intermediate between the regular eight-nucleate angiosperm-type and the sixteen-nucleate sac of the *Peperomia* described...«. Es ist nun auffallend, daß Shattuck hier nicht einen achtkernigen Embryosack, der aus einer direkten Umwandlung der Makrosporenmutterzelle hervorgeht, dem sechzehnkernigen gegenüberstellt, sondern den »Normaltypus« selbst. Man könnte vielleicht daraus schließen, daß er ebenso wie Palm der Zahl der entwickelten Makrosporen jede Bedeutung abspricht. Es ist aber wahrscheinlicher, daß es Shattuck bei dieser Formulierung nur um einen einfachen Vergleich der Zahlenverhältnisse gehandelt hat.

Die Urticales besitzen, wie diese Übersicht der Befunde zeigt, fast immer ein einzelliges Archespor. Bisher ist nur bei *Elatostema sessile* und fakultativ bei *Ulmus americana* die Vermehrung dieses Archespor, bei *Ananassa* einmal das Auftreten zweier Makrosporenmutterzellen beschrieben worden. Die Makrosporen bilden entweder eine normale Tetrade oder sie konnten nur in Dreizahl festgestellt werden. Dies dürfte jedoch im Sinne Treub's nur auf eine von der linearen abweichende Orientierung der Tetrade zurückzuführen sein. In diesen Fällen, wo zellulare Makrosporen auftreten, ist es in der Regel die chalazale, die sich zum Embryosack entwickelt, nur bei *Elatostema acuminatum* kann der Embryosack auch aus der oberen Zelle hervorgehen, oder es können hier auch mehrere Tetradenzellen Kernteilungen erfahren. Bezüglich dieser Tetrade muß ferner hervorgehoben werden, daß sie auf dem Wege rückgängig zu machender reduktioneller Prophasen der Reduktionsteilung entstanden ist, daß sie sich also aus somatischen Zellen zusammensetzt. Ob die gleichen Verhältnisse auch bei *Ananassa* und bei *Ficus*-Arten vorliegen, bedarf jedoch noch der Klärung. Hierfür dürfte bis zu einem gewissen Grade sprechen, daß sich bei *Ananassa* und *Ficus* ebenso wie bei dieser Form von *Elatostema sessilis* apogame Embryobildung findet. Es wäre aber dann auch noch der Nachprüfung bedürftig, ob *Ficus carica*, die sowohl sexuelle

als auch apogame Entwicklung aufweisen kann, auch verschiedenwertige Tetraden zur Ausbildung bringt. Bei mehreren *Urticales* tritt aber an Stelle der Tetrade auch eine direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack auf. Dies ist bei *Elatostema sessile* und bei manchen Formen von *E. acuminatum* der Fall und steht bei beiden Arten mit dem völligen Fehlen der Reduktionsteilung in Zusammenhang. Eine direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack soll ferner auch bei *Ulmus americana* vorliegen, wo der Kernteilungsvorgang jedoch noch keine Darstellung erfahren hat.

Was die Anzahl der Kerne im reifen Embryosack betrifft, treten bei den *Urticales* ganz verschiedene Verhältnisse auf. Neben der normalen Achtzahl der Kerne, wie sie bei *Elatostema sessile* und bei *Humulus lupulus* beschrieben worden ist, konnte auch eine Ausbildung der Vierzahl festgestellt werden. Von prinzipiellem Wert erscheint jedoch, daß diese Vierkernigkeit bei *Elatostema acuminatum* und bei *Ulmus* bisher nur in solchen Fällen beobachtet worden ist, wo gerade eine Vermehrung der entwicklungsfähigen Makrosporen vorliegt. Eine noch viel weitergehende Reduktion der Kerne wurde aber bei *Ficus Roxburghii* beschrieben, deren primärer Embryosackkern nach Cunningham gar keine weiteren Teilungen erfahren soll. Wir dürften es hier aber mit einer Fehldeutung zu tun haben. Neben diesen Fällen, denen eine gegenüber der normalen reduzierte Kernzahl zugeschrieben worden ist, finden sich aber auch solche, die eine Vermehrung der Kerne aufweisen. Diese Vermehrung kann verschiedenartig sein. Sie kann sich auf die Antipoden beschränken und wie bei manchen Dorstenien zur Ausbildung eines bis zu sechzehn Zellen umfassenden Antipodengewebes führen. Ähnliche Verhältnisse liegen vielleicht auch für *Urtica cannabina* und *Uvera baccifera* vor. Diese Vermehrung kann aber auch wie bei *Ulmus* aus der gleichartigen Teilung der vier Tochterkerne des Embryosackes resultieren. Wir haben es hier dann mit der Weiterentwicklung aller vier Makrosporenkerne zu tun, von denen jeder einzelne eine Reduktion seiner Teilungszahl erfährt, so daß die Gesamtzahl der Kerne

nicht über sechzehn hinausgeht. Auch hier findet sich aber häufig eine Förderung der Chalaza, die zumindest in späteren Stadien zu einer an die Vermehrung der Antipoden bei Dorstenien erinnernden chalazalen Anhäufung der Kerne führt.

Außer der Zahl der zur Entwicklung gelangenden Kerne ist aber auch ihre Lebensdauer von Interesse. Was die Synergiden anbelangt, so hat Modilewski dieselben unter den von ihm untersuchten Formen nur bei *Elatostema sessile*, *Pilea grandis* und *Celtis occidentalis* normal entwickelt gefunden, während sie sich bei den anderen Arten garnicht differenzieren oder frühe zugrunde gehen (80, p. 466). Dieses häufig frühzeitige Verschwinden der Synergiden, respektive ihre Reduktion auf Kerne findet gleichsam in dem Verhalten von *Ananassa* eine Weiterführung, wo der ganze Eiapparat bei Reife des Embryosacks bereits degeneriert ist. Die Reduktion des mikropylaren Poles findet ihren Ausdruck aber auch darin, daß bei *Ficus hirta* keine Differenzierung des Eiapparates auftritt, da »en resumé l'ensemble de cellules au sommet du sac embryonnaire ne ressemble pas beaucoup à un appareil sexuel normal et bien conformé« (113, p. 138). Diese relative Reduktion des mikropylaren Poles kommt ferner auch in dem Verhalten von *Laportea moroides* zum Ausdruck, wo der Eiapparat im Vergleich zu den vegetativen Zellen eine außerordentlich geringe Größe aufweist. Bezeichnend für die Verschiedenwertigkeit der beiden Pole ist aber auch das Verhalten von *Urtica cannabina*, deren Synergiden sich zu einem späteren Stadium neben die Antipoden der Chalaza lagern, so daß es scheinbar zu einer Vermehrung der Antipoden auf fünf Kerne kommt. In all diesen Fällen handelt es sich um eine Schwächung, die der mikropylare Pol allein erfährt und die sich in einer mehr oder weniger kurzen Lebensdauer des Eiappartes ausspricht. In diesem Zusammenhang muß aber auch auf das Verhalten von *Elatostema sessile* hingewiesen werden, wo das Archespor eine ähnliche verkürzte Lebensdauer aufweisen und die Entwicklungshemmung in einem extremen Falle zu dem völligen Fehlen jeder Embryosackanlagen im Ovulum führen kann.

Diese relative Reduktion des mikropylaren Poles ist aber gerade deshalb besonders auffallend, weil bei den Urticales so häufig eine ganz besondere Förderung des chalazalen Pols auftritt. Diese relative Förderung, die, wenn sich diese Deutung bestätigt, auch an der Lagerung der Synergidenkerne von *Urtica cannabina* zu erkennen ist, kommt auch in der Vermehrung der Antipoden bei Dorstenien, in der Anhäufung von Kernen am antipodalen Ende von *Ulmus* und in der Ausbildung von Antipodenembryonen bei dieser Gattung, in dem Größenwachstum der Antipoden von *Ananassa*, in der Ausbildung eines endospermalen Basalapparates, respektive in dem Auftreten eines Makrosporenhäustoriums zum Ausdruck, »das, durch seine mächtige ‚vacuole nutritive‘ ausgezeichnet, in einigen Fällen auch durch typische Häustorialkerne als solches gekennzeichnet ist« (55, p. 27). Daß wir es aber in diesen Fällen nicht nur mit einer Förderung der Chalaza im Verhältnis zum mikropylaren Pole, respektive auf Kosten desselben zu tun haben, sondern daß eine absolute Entwicklungsförderung vorliegt, kommt außer in dem gewaltigen Makrosporenhäustorium am besten darin zum Ausdruck, daß die Vermehrung der Antipoden von *Dorstenia* gerade an die Ausbildung eines Embryos gebunden ist.

Von großem Interesse erscheint in diesem Zusammenhang aber auch das häufige Vorkommen von *Parthenogenesis* bei den Urticales. Während sich diese Form der Fortpflanzung bei *Cannabis* nach Winkler günstigenfalls fakultativ findet (121, p. 334) und während nach Wettstein (117, p. 225) auch bei *Humulus* nur »gelegentliche Parthenogenesis wahrscheinlich ist«, tritt apogame Entwicklung bei *Elatostema acuminatum* häufig auf (110, p. 284), wobei, »wie Treub schon zeigte, die Keimbildung nicht an einen bestimmten, den im Embryosack erzeugten Protoplasten gebunden ist... Das Scheitelende wurde bei der Keimbildung bevorzugt, Abweichungen hiervon kamen häufig vor« (110, p. 281). Bei *Elatostema sessile* stellte Modilewski dagegen bereits eine konstant apogame Entwicklung aus der Eizelle fest (80, p. 439). Sehr mannigfaltig sind dagegen die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Ficus*. Hier kann bei *Ficus carica*

(72, p. 647) eine normale Befruchtung eintreten, indem nach der Angabe Leclerc du Sablon's bei französischen Rassen »la fécondation, qui n'est pas nécessaire... est donc possible« (p. 648) und indem nach den Befunden Longo's »nel Fico ottato... non ha luogo la partenogenesi... ma... la formazione dell' embrione ha luogo in seguito a fecondazione« (76, p. 17). In manchen Fällen fallen die Früchte daher bei fehlender Befruchtung vor ihrer Reife ab. In anderen Fällen ruft das in die Samenanlage versenkte Ei der Plastophaga eine apogame Weiterentwicklung hervor, die sich jedoch nur auf das Endosperm beschränkt. »Il est a remarquer que, dans cet cas, l'albumen se forme sans qu'il y ait eu fécondation; dans tous les ovules, où un oeuf (du Blastophage) est pondu, il y a, en effet, formation d'albumen... c'est donc un albumen parthénogénétique... L'oeuf du Blastophage produit le même effet que le tube pollinique au point de vue de l'accroissement extérieur de l'ovule; à l'intérieur, il ne détermine pas la formation d'une plantule, qui serait pour lui un concurrent, il provoque seulement le développement de l'albumen qui doit lui servir de nourriture« (p. 148). Neben dieser finalen Erklärung des Ausbleibens der Embryobildung findet sich bei Leclerc du Sablon aber auch eine causale, indem »Le développement de l'oosphère fecondée aurait été ensuite arrêté par suite de la présence de l'oeuf du Blastophage... Castration parasitaire, remplacement de l'oeuf de Figuier par l'oeuf de Blastophage« (74, p. 20). Für diese Begünstigung des Endospermkerns gegenüber der Eizelle bietet jedoch nicht nur die größere Konkurrenz des Blastophageneis eine Erklärung, man dürfte sie wohl auch darin sehen, daß der chalazale Pol gegenüber dem mikropylaren in dem ganzen Verwandtschaftskreis bevorzugt erscheint, so daß gewissermaßen eine Prädisposition für diese durch die Konkurrenz bedingte einseitige Entwicklung vorhanden ist. Später freilich glaubte Leclerc du Sablon auch bei rein weiblichen Blütenständen der Smyrnafeige sogar parthenogenetische, keimfähige Samen zu erhalten... Aber in einer weiteren Mitteilung gibt er zu, daß... doch ein Caprificus bemerkt sei... Er hält aber auch jetzt noch die Möglichkeit einer Parthenogenesis in irgendeiner Form für

diskutabel, während Longo, Tschirch, sowie die älteren exakten Untersucher diese völlig ableugnen« (112, p. 12).

Bei *Ficus hirta* konnte Treub die regelmäßige Ausbildung eines Embryos feststellen, ohne daß er jemals einen Pollenschlauch beobachten konnte (113, p. 143). Winkler meint jedoch, daß »der Schluß auf eine Parthenogenese erregende Wirkung des Blastophagastiches nicht zwingend ist, sondern daß ebensogut die ja nicht zu bezweifelnde Apomixis durch die Bestäubung als solche ausgelöst sein kann..., wenn es auch nicht zur Befruchtung selbst kommt« (121, p. 431). Für *Ficus Roxburghii* hat Cunningham gleichfalls das Fehlen normaler Befruchtung und die apogame Weiterentwicklung auf Grund der Reizwirkung des Insekteneies nachgewiesen (22, p. 46).

Das Verhalten von *Ananassa* könnte in gewissem Sinne als ein weiterer Entwicklungsschritt in gleicher Richtung betrachtet werden. Hier konnte Tischler (112, p. 31) bei hunderten von Samenanlagen niemals einen Embryo, dagegen stets parthenogenetisches Endosperm feststellen, obwohl der Pollenschlauch mit den beiden generativen Kernen nahe dem Eiapparat zu beobachten war (Abb. 17). Dies ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß der Eiapparat hier zur Zeit der Reife bereits degeneriert ist, eine Reduktion, die umso auffallender erscheint, als gerade *Ananassa* sowohl durch ein fakultatives Auftreten von zwei Makrosporenmutterzellen als auch durch mächtige Antipoden, durch einen endospermalen Basalapparat, respektive durch Nucellarsprossungen und durch die Ausbildung eines mächtigen Makrosporenhäustoriums sonst gerade eine Begünstigung dieser Stadien aufweist. Soweit die Befunde reichen, ist es hier nicht die Konkurrenz mit dem Ei der Blastophaga, die das Fehlen einer Embryobildung veranlaßt, sondern diese dürfte sich nur durch die weitgehende Reduktion des mikropylaren Poles erklären. Diese Reduktion des mikropylaren Poles bleibt aber dabei selbst noch ganz der Erklärung bedürftig. Eine apogame Entwicklung wurde ferner auch für Dorstenien beschrieben. Obwohl der mikropylare Pol auch hier eine relative Reduktion aufweist, indem die Synergiden nicht zur normalen Entwicklung ge-

langen, so ist es hier doch die Eizelle, die den Embryosack liefert.

Es ist nun gewiß auffallend, wie häufig bei den *Urticales* eine apogame Entwicklung beobachtet wurde und es dürfte daher von Interesse sein, das Auftreten dieser Form der Fortpflanzung mit anderen hier beschriebenen Erscheinungen in Beziehung zu setzen. Ernst hat nun (nach Winkler 121, p. 420) im Jahre 1886 bereits die Überzeugung ausgesprochen, daß bei *Disciphania Ernstii* reichliche Nahrungszufuhr die apomiktische Entwicklung des Embryos hervorrufe. Auch Strasburger hat (108, p. 129) bereits darauf hingewiesen, daß »die Hemmungen im Entwicklungsgang, die sich bei allen apogamen Arten geltend machen, bei sexuellen Alchemillen fortfallen« und will das Auftreten der apogamen Fortpflanzung damit in Beziehung setzen, daß »der Zufluß besonderer Nährstoffe nach den jungen Samenanlagen, wie er sich bei den apogamen Arten in der starken Inhaltsfüllung der Zellen und in der Anschwellung der Kernnukleolen kundgibt, wohl solche Vorgänge (apogame Fortpflanzung) auslöst. Da die sexuelle Keimerzeugung unterblieb, so fanden diese Nährstoffe keine Verwendung und veranlaßten schließlich eine vegetative Weiterentwicklung des Archespors und damit auch die Bildung eines vegetativen Keimes« (108, p. 145). Winkler hat sich aber (121, p. 420) dagegen ausgesprochen, daß günstige Ernährungsverhältnisse eine apogame Fortpflanzung hervorrufen können. Er wendet dagegen ein, daß der starke Nahrungsstrom selbst an die Entwicklung eines Embryos gebunden ist, geradezu durch sein Wachstum verursacht wird, indem »im allgemeinen der reichliche Zufluß von Nährmaterial zu jugendlichen Samenknospen nur dann stattfindet, wenn in ihnen wachsende Embryonen vorhanden sind und es entspricht dieses Verhalten durchaus der allgemein bestätigten Erfahrung, daß Organbildung... nie durch Stoffzufuhr veranlaßt wird, sondern daß umgekehrt sie die Stoffwanderung der Nahrungsstoffe regulieren«. Gegen diesen Einwand, daß ein starker Nahrungsstrom an die Entwicklung eines Embryos gebunden ist, läßt sich auch das Verhalten von *Ananassa* anführen, wo man sonst aus dem Verhalten auf günstige

Ernährungsverhältnisse schließen kann, trotzdem aber ein Embryo nicht zur Entwicklung gelangt. Dieses Verhalten könnte Winkler aber ebenso wie das Auftreten parthenokarper Früchte »als Argument gegen die Mitbeteiligung von Ernährungsfaktoren bei der Auslösung der Apomixis verwenden. Denn es entwickeln sich ja eben gerade... trotz des reichlichen Vorhandenseins aller nötigen Nährsubstanzen keine Embryonen« (121, p. 421). Es bedarf aber noch der Untersuchung wie weit bei parthenokarpen Früchten ein Fehlen des Embryos gerade die Folge verstärkten Nahrungszuflusses ist, indem dieser im Sinne des Verhaltens von *Pyrethrum corymbosum* eine gleichartige Weiterentwicklung zahlreicher Nucellarzellen und hierdurch die Reduktion der einzelnen bedingt. Diese Erklärung würde jedoch für *Ananassa* nicht gelten. Die Hemmung der mikropylaren Kerne bleibt hier noch ganz der Klärung bedürftig. Dieser Fall bildet aber ebensowenig wie der experimentelle Nachweis, daß ein überreicher Zustrom von Nährmaterial nicht zur apomiktischen Embryobildung zu führen braucht, den Winkler selbst nur unter Restriktionen äußert (121, p. 422), ein Argument gegen die Mitbeteiligung von Ernährungsfaktoren bei der Auslösung der Apomixis. Wenn günstige Ernährungsfaktoren diese Form der Fortpflanzung auch nicht notwendig zur Folge haben, so können sie doch einen notwendigen Teilfaktor sine qua non darstellen, so daß günstige Ernährungsbedingungen wohl nicht unbedingt eine apogame Entwicklung hervorrufen, das Auftreten apogamer Entwicklung aber an günstige Bedingungen gebunden ist und daher einen deutlichen Hinweis für ihr Vorhandensein bildet. In diesem Zusammenhang bedarf es auch der Erwähnung, daß Modilewski darauf hingewiesen hat, daß »eine ähnliche Erscheinung wie bei *Dorstenia Drakeana* und *contrayerva*, wo eine große Zahl von Antipoden auftreten, unter den parthenogenetischen Pflanzen auch bei *Antennaria alpina* besteht« (73, p. 441). Diese Verbindung der Parthenogenesis mit einem Merkmale eindeutiger Förderung würde die Behauptung unterstützen, daß diese Fortpflanzung selbst auch einen Ausdruck günstiger Ernährungsbedingungen darstellt.

Es würde naheliegen, auch das häufige Fehlen der Mikropyle (112, p. 16; 77, p. 197; 114, p. 148) in dem Sinne mit den besonders günstigen Ernährungsbedingungen in Beziehung zu bringen, als diese die besondere Entwicklung der Integumentschichten bewirken und hierdurch die Schließung des Kanals veranlassen.

Wenn wir nun die Verhältnisse bei den *Urticales* vergleichen, um zu beurteilen, ob der Embryosack von *Ulmus* als Ausdruck der Förderung und der gerade durch diese bedingten Reduktion anzusehen ist, oder ob wir hier eine primäre Reduktion vor uns haben, so läßt sich diese Frage noch nicht ganz einwandfrei beantworten. Eine ganze Reihe von Erscheinungen, wie die fakultative Vermehrung der Antipoden bis auf sechzehn, das Auftreten von Antipodenembryonen, die Ausbildung haustorieller Endospermkerne, respektive eines endospermalen Basalapparates und eines mächtigen Makrosporenhaustriums würde deutlich für die primäre Förderung dieser Stadien sprechen. Auch das häufige Auftreten ligninhaltiger Gewebekomplexe in der Umgebung des Embryosackes (80, p. 466) dürfte auf eine besondere Nährstoffzufuhr zurückzuführen sein. Demgegenüber finden sich auch eine Reihe von Hemmungen. So tritt hier eine Hemmung in dem Stadium der Reduktionsteilung auf, die entweder darin zum Ausdruck kommt, daß ein Ansatz zu normaler Reduktionsteilung vorliegt, die ersten Prophasen aber wieder rückgängig gemacht werden, oder auch darin, daß die Reduktionsteilung auch in ihren Prophasen überhaupt nicht mehr einsetzt. Da sich diese Hemmung jedoch bei Formen findet, die sonst eine Förderung aufweisen, so unterstützt dieses die Annahme, daß sie gerade durch eine besondere Begünstigung dieses Stadiums hervorgerufen wird. Damit würde sich auch die große Häufigkeit der Parthenogenesis in dieser Reihe in dem Sinne erklären, daß eine besonders günstige Nahrungszufuhr, die zu einem späteren Stadium den Befruchtungsreiz ersetzen kann, schon in dem frühen Zeitpunkt, durch Aufhebung der Reduktionsteilungen, die Voraussetzungen einer parthenogenetischen Entwicklung schafft. Auf diese Weise würde sich das parallele Auftreten eines die Befruchtung häufig ver-

hindernden Sklerenchymbelages und der Parthenogenesis kausal befriedigend erklären lassen. Eine weitere Hemmung stellt das fakultative Fehlen einer Embryosackanlage bei *Elatostema* und *Ananassa* dar. Da diese beiden Gattungen sonst eine besondere Förderung aufweisen und da wir es hier mit einer Entwicklung im Sinne von Parthenokarpie zu tun haben, so dürfte es sich auch hier um eine gerade durch besondere Nahrungszufuhr bedingte Reduktion handeln. Dies bedarf aber noch der Nachprüfung.

Es findet sich innerhalb der *Urticales* tatsächlich eine Form der Reduktion, die momentan noch nicht als eine gerade durch Förderung veranlaßte sekundäre Reduktion zu erklären ist. Dies ist das Auftreten einer Reduktion des mikropylaren Pols. Dies kommt allerdings in den meisten Fällen nur in einer etwas geringeren Lebensdauer der Synergiden zum Ausdruck, erreicht aber ihr Maximum bei *Ananassa*, wo der ganze Eiapparat zur Zeit der Reife bereits degeneriert ist; dies ist umso auffallender, als diese Form sonst eine weitgehende Förderung aufweist. Jedenfalls läßt sich diese Reduktion momentan noch nicht als eine gerade durch Förderung bedingte Reduktion deuten. Dies könnte die Erklärung des Embryosackes von *Ulmus* als einen Ausdruck von Förderung und einer indirekt durch die Förderung bedingten Reduktion weniger notwendig erscheinen lassen, als wenn sich in der ganzen Reihe nur Modifikationen direkter Förderung oder eindeutige, durch Förderung bedingte Hemmungen nachweisen lassen. Einen analogen Ausdruck für die gleiche Entwicklungstendenz, wie sie bei *Ulmus* auftritt, stellt auch das Verhalten von *Elatostema acuminatum* dar, wo alle Tetradenzellen zur Entwicklung gelangen, aber nur vierkernige Embryosäcke zur Ausbildung bringen. Es wäre gewiß ein ganz auffallendes Zusammentreffen, wenn die beiden analogen Merkmale, die Weiterentwicklung sämtlicher Makrosporen und die Reduktion ihrer Kernzahl auf vier Kerne, hier gleichsam zufällig bei zwei verschiedenen Formen, bei *Ulmus* sowohl wie bei *Elatostema acuminatum*, auftreten würden. Dieser Parallelismus erscheint aber viel leichter verständlich, wenn man zwischen diesen beiden Merkmalen ein Causal-

verhältnis in dem Sinne postuliert, daß die durch günstige Ernährungsverhältnisse bedingte Entwicklungsfähigkeit sämtlicher Makrosporen infolge erhöhter Konkurrenz die Reduktion der einzelnen hervorruft.

Auch die *Tricoccae* bedürfen in diesem Zusammenhang einer Behandlung. Auf die große Mannigfaltigkeit ihrer Verhältnisse haben sowohl Modilewski (82, p. 24) als auch Arnoldi (1, p. 153) bereits hingewiesen. Es wäre nun aber von Wichtigkeit diese Modifikationen miteinander in Beziehung zu setzen.

Eine Übersicht ergibt, daß unter den *Phyllanthae* von Modilewski bei *Phyllanthus angustifolius* (84, p. 415) die Ausbildung eines einzelligen Archespors und einer Tetrade festgestellt worden ist, deren vierte chalazale Makrospore sich zum normalen achtkernigen Embryosack entwickelt. Sowohl bei *Glochidion* als auch bei *Scepasma* und *Ceramanthus* konnte Arnoldi die Ausbildung einer Tetrade beobachten. Die Lage der entwicklungsfähigen Makrospore wurde nur für *Glochidion* beschrieben, wo die chalazale Zelle bevorzugt ist. Während jedoch bei *Glochidion* noch ein achtkerniger Embryosack zur Entwicklung gelangt, dessen Antipoden bald absterben (1, p. 145), konnte bei *Scepasma* ebenso wie bei *Ceramanthus* nur ein vierkerniger Embryosack (1, p. 147 und p. 140) beobachtet werden.

Bei den *Acalyphae* hat Modilewski für *Ricinus communis* eine einzige Archesporzelle und einen aus der unteren von vier Makrosporen (84, Abb. 14, Taf. XII) hervorgehenden achtkernigen Embryosack beschrieben (76, p. 416) ebenso wie hier gelangt auch bei *Acalypha* eine einzige Archesporzelle zur Entwicklung. »Das Tetradenstadium konnte nicht beobachtet werden. Es bleiben zwei Möglichkeiten, entweder fallen diese Stadien im Entwicklungsgang von *Acalypha* ganz aus, oder das zur Untersuchung gelangte Material war lückenhaft« (1, p. 150). Der reife Embryosack enthält 16 Kerne. Eine eingehende Schilderung dieser Stadien liegt für *Mercurialis annua* vor. Hier gelangt nach Malte aus einem einzelligen Archespor eine vollkommene Tetrade zur Entwicklung. »Jöns-sons uppgift att 3 dotterceller bildas skulle möjligtvis kunna

förklaras därigenom, att den öfre af de ursprungliga två dottercellerna blivit så långt efter, att dess delning ännu ej ens börjat, innan den undres avslutats« (79, p. 17). »Möjligtvis kann dock denna efterblifning gå så långt, att delningen helt och hållet undertryckes; i hvarje fall får en dylik fullständig »tetraddelning« icke betraktas såsom en normal företeelse, utan representerar blott ett sällsynt undantagsfall«. Das häufige Auftreten von bloß drei Makrosporen in einer Schnittebene will Malte dagegen damit erklären, daß »Murbecks förmodan, (daß »bei diesen oder jenen der zahlreichen Angiospermen, wo angeblich nur drei definitive Tochterzellen entstehen, diese Angabe eben auf der... Lage der obersten Teilungswand beruhe«,) bekräftas till fullo af förhållandena hos *M. annua*« (79, p. 17). Es wäre nun von Interesse, festzustellen, wie weit wir es hier tatsächlich mit einer Reduktion der Makrosporenzahl zu tun haben. Auffallend erscheint in diesem Zusammenhange jedesfalls Malte's Beobachtung (79, p. 31) »att i vissa preparat bilder kunna erhållas, som möjligen skulla kunna anses tala för en direkt utveckling af embryosäckmodercellen till embryosäck utan föregående tetraddelning och i samband därmed stående reduktion of kromosomtalet.«

Während sich im allgemeinen die chalazale der vier Makrosporen zum achtkernigen Embryosack entwickelt, konnte Malte auch abnormale Fälle feststellen, wo der Eiapparat eine Vermehrung auf fünf bis sieben Kerne zeigt. Diese vergrößerte Kernzahl bei *Mercurialis* erscheint in Anbetracht des Vorkommens von sechzehn kernigen Embryosäcken bei *Acalypha* von Bedeutung. Dieses Verhalten erinnert an *Vincetoxicum*, wo eine ähnliche Vermehrung der mykrotylaren Kerne auftritt. Obwohl »de til synes utan befruktning uppkomna embryonerna« nach Malte (79, p. 33) »med allra största sannolikhet har en befruktning att tacka för sin tillvaro« möchte ich darauf hinweisen, daß hier ebenso wie bei *Vincetoxicum* mit der *Mercurialis* auch sonst Ähnlichkeit zeigt, Parthenogenesis vermutet worden ist.

Unter den *Hippomaneae* konnte Arnoldi bei *Trigonostema* und *Jatropha* einen achtkernigen Embryosack feststellen, dessen Entwicklung nicht bekannt ist (1, p. 148 und

p. 149). Bei *Codiäum* geht dagegen aus der untersten von vier Makrosporen ein bloß vierkerniger Embryosack hervor.

Von den *Euphorbiae* zeigt die Gattung *Euphorbia*, was die hier behandelten Verhältnisse betrifft, ein ganz verschiedenartiges Verhalten. Bei einer ganzen Reihe von Arten hat Modilewski die Ausbildung einer einzigen Archesporzelle und »eine typische, der Längsachse parallele Reihe von drei oder vier Makrosporenzellen« (84, p. 416) beschrieben. Ferner hat Donati (27, p. 396) für mehrere Arten angeführt, daß die unterste einer Reihe von Makrosporen sich zum Embryosack entwickelt, während jedoch über die Zahl der entwickelten Makrosporen keine Angaben vorliegen. Es ist nun sehr leicht möglich, daß die von Modilewski beschriebene Dreizahl sich ausschließlich durch die Art der Lagerung erklärt, daß wir es auch hier eigentlich mit vier Makrosporen zu tun haben. Bei *Euphorbia platyphylla* konnte Donati in einem Falle die Ausbildung von zwei großen Makrosporenmutterzellen beobachten. Was die Zahl der Antipoden betrifft, so findet sich die Angabe, daß »A me sembra che il numero delle antipodi allo stadio del sacco maturo sia superiore al normale perchè esse mi si son presentato in numero di quattro o cinque« (27, p. 397). Im Gegensatz hierzu wurde von Lyon bei *Euphorbia corrolata*, wo die unterste von vier Makrosporen zum Embryosack wird, festgestellt (78, p. 421), daß »the antipodals are very ephemerals, having been seen but once in several hundred slides«. Dieser Fall bedarf aber gewiß der Nachuntersuchung, da es ja möglich ist, daß die seltene Auffindbarkeit der Antipoden bei dieser Art nicht auf eine besonders kurze Lebensdauer dieser Zellen, sondern auf ihr häufig vollständiges Fehlen zurückzuführen ist, so daß sich diese Art in dieser Hinsicht an *Pedilanthus* anschließen würde. Die Klärung dieser Verhältnisse wäre aber gerade in Anbetracht des Auftretens von sechzehnkernigen Embryosäcken bei anderen Arten der Gattung *Euphorbia* von Interesse.

Eine fakultative Vermehrung der Zellkerne konnte ferner Donati (27, p. 397) auch bei *Poinsettia pulcherrima* feststellen. »Fra i molti sacchi embrionali tipici uno no ho trovato che presenta un numero di nuclei maggiore del normale.«

Außer diesen Fällen vermehrter Kernzahl findet sich bei den *Euphorbiaeae* auch ein sechzehnkerniger Embryosack angegeben.

Zum ersten Male wurde diese Modifikation des Embryosackes (82, p. 22) für *Euphorbia procera* von Modilewski beschrieben. Hier gelangten (84, p. 413) sechs bis sieben Archesporzellen zur Entwicklung, sie »treten mitten in den übrigen Zellen des Nucellus deutlich hervor und zeichnen sich durch ihre Größe und die Größe ihrer Kerne aus; sie lagern in der Mittelachse des oberen Teiles des Nucellus und nehmen fast den ganzen inneren Raum desselben in Anspruch. Die erste Kernteilung ist eine heterotypische in den Embryosackmutterzellen; in dem Nucellus findet sie statt dessen ohne Ausnahme bei allen Embryosackmutterzellen. . . Es muß hierbei hervorgehoben werden, daß diese Reduktions- teilung der Kerne niemals von einer Zellteilung begleitet wird.« Ein Vergleich der Abbildungen auf Taf. XII (84) läßt jedoch die Verhältnisse bei *Euphorbia procera* viel mannigfaltiger erscheinen als man aus dieser Schilderung erwarten möchte. In Abbildung 1, 2, 3, 4, 5 und 6 dürften wir es hier zwar scheinbar tatsächlich mit Makrosporenmutterzellen zu tun haben. Ein anderes Bild bieten jedoch die Abbildungen 8, 9, 10 und 11. Der Verlauf der Kontur erweckt hier den Eindruck, daß wir es mit einer Makrosporenmutterzelle zu tun haben, die durch Ausbildung unregelmäßig orientierter Zellwände vier Makrosporenzellen produziert, deren jede einen, zwei oder vier Kerne aufweist. Eine größere Anzahl von Kernen in einer Zelle ist nur in Abbildung 11 wiedergegeben, wo nur zwei solche Zellen nebeneinander zu liegen kommen. Die Lagerung der vierkernigen Zellen der Abb. 8, die einen zufälligen Spezialfall darstellt, erinnert auffallend an die Lagerung der Kerne im sechzehnkernigen Embryosack. Diese Stadien bedürfen jedoch noch der Untersuchung. Sollte sich aber die eben geäußerte Behauptung wirklich bestätigen, so steht noch die Frage offen, ob wir es hier mit einer ephemeren Wand- bildung oder mit einer fakultativen Ausbildung von Makro- sporen zu tun haben. Von Interesse ist aber in diesem Zu- sammenhang die Bemerkung Modilewski's (84, p. 415), daß »die Behauptung aus einem russischen botanischen Institut,

als ob bei *Euphorbia procera* die Embryosackentwicklung normal verlaufe, als eine gänzlich unrichtige aufzufassen sei« und sein Versuch, diesen Befund damit zu erklären, daß der Verfasser nicht *E. procera* sondern eine andere Art vor sich gehabt habe. Dieser Umstand würde nun in Anbetracht der hier vorgeschlagenen Umdeutung dafür sprechen, daß wir es bei *E. procera* neben der direkten Umwandlung der Makrosporenmutterzelle auch mit einer fakultativen Makrosporentwicklung zu tun haben.

Ein weiterer Fall eines sechzehnkernigen Embryosackes wurde ferner auch von Dessiatoff bei *Euphorbia virgata* beschrieben (24, p. 36). Die ersten Stadien konnten hier noch nicht festgestellt werden. »Leider zeigt mir mein Material erst jenen Moment der Entwicklung des Embryosackes, in dem sich der Kern einer der vier Makrosporen schon einmal geteilt hatte... Dabei nehme ich an, daß die vorherige Entwicklung des Embryosackes normal verlaufen war.« Die Befunde lassen jedoch diese Schlußfolgerung als voreilig erscheinen. Auch Modilewski hat diese Gattung einer Untersuchung unterzogen. Nach seiner Darstellung (83, p. 435) enthält »die junge Samenanlage... gewöhnlich eine, viel seltener zwei Embryosackmutterzellen; durch Teilung entstehen aus derselben drei Tochterzellen, von denen die unterste sich zum Embryosack entwickelt.« Aus dieser Makrospore geht ein achtkerniger Embryosack hervor. Eine abermalige Teilung der Kerne hat Modilewski überhaupt nicht beobachtet. Er betont, daß *E. virgata* sich »als eine vollständig normale Pflanze erwiesen hat,« obwohl »zwei- oder dreimal die Zahl und Lage der Kerne im Embryosack von der normalen abgewichen ist. Mit Sicherheit aber in einzelnen Fällen festzustellen, ob alle Kerne dem Embryosack angehören, ist unmöglich« (83, p. 435). Modilewski erklärt die Abweichung seiner Befunde von denjenigen Dessiatoff's damit, daß die Angaben der letztgenannten sich vielleicht auf eine andere Art als *E. virgata* beziehen. Diese Schlußfolgerung erscheint mir aber nicht zwingend. Es ist sehr wohl möglich, daß wir es auch bei *E. virgata* mit einer fakultativen Ausbildung eines sechzehnkernigen Embryosackes zu tun haben. Zur

Beurteilung dieses Falles wäre wichtig festzustellen, ob die überzähligen Kerne, deren fakultatives Auftreten Modilewski erwähnt, tatsächlich dem Embryosack und nicht dem Nucellus angehören. Es wäre ferner notwendig festzustellen, ob die von Modilewski beschriebenen Abweichungen, was die Zahl und Lage der Kerne betrifft, mit einer direkten Umwandlung der Makrosporenmutterzelle oder mit der Ausbildung von vier Makrosporen verbunden sind. Sollte sich hier aber eine fakultative Vermehrung der Kerne des Embryosackes bei einer Ausbildung von vier Makrosporen finden, so würde dieser Ausdruck der Vermehrung eventuell geeignet sein, die fakultative Ausbildung eines sechzehnkernigen Embryosackes auch wieder als Vermehrung zu charakterisieren. Da Modilewski jedoch auch von einer abweichenden Lagerung der Kerne dieser anormalen Embryosäcke spricht, so ist es möglich, daß auch er es hier mit einem fakultativen sechzehnkernigen Embryosack, einem solchen, wie er Dessiatoff scheinbar vorgelegen ist, und dessen Vorkommen Modilewski leugnet, zu tun hatte.

Einen sechzehnkernigen Embryosack konnte Modilewski ferner auch bei *Euphorbia palustris* feststellen. Hier gelangen fünf bis sieben Makrosporenmutterzellen zur Entwicklung (83, p. 431). Während bei *E. procera* die Embryosackmutterzellen ziemlich regelmäßig sind, sind sie bei *E. palustris* nicht so symmetrisch gelagert, d. h. einige nehmen einen höheren Teil des Nucellus in Anspruch, die anderen liegen weiter vom Nucellusscheitel entfernt; doch bilden sie alle eine kompakte Gruppe. . . Die Kernteilung in den Embryosackmutterzellen. . . wird von einer Zellteilung nicht begleitet. Eine größere Zahl der Makrosporenmutterzellen entwickeln sich bis zum Vierkernstadium, aber nur ein Embryosack gelangt zur Achtkernigkeit und entwickelt sich zu einem sechzehnkernigen Embryosack weiter. Ein Vergleich der Abbildungen erinnert auffallend an *E. procera*. Auch hier dürften die Verhältnisse mannigfaltiger sein als Modilewski annahm. In Abb. 1, 2 und 3 scheinen tatsächlich Makrosporenmutterzellen zur Ausbildung vorzuliegen, dagegen dürfte Abb. 4 wohl sehr an Abb. 8, Taf. XII (84) bei *E. procera* erinnern

und wohl auch einer einzigen Makrosporenmutterzelle entsprechen, aus der zwei Makrosporen hervorgegangen sind, wie der Verlauf der Zellwände schließen läßt. Wir dürften es auch hier entweder mit einer fakultativen Makrosporenbildung oder mit einer ephemeren Wandbildung zu tun haben. Ob aber bei Entwicklung von Sporen ein achtkerniger Embryosack ausgebildet wird, bedarf dann noch der Feststellung. Die Frage steht noch offen, ob die Entwicklung des sechzehnkernigen Embryosackes hier ebenso wie bei den beiden anderen Euphorbien mit sechzehnkernigen Embryosäcken fakultativ ist, oder ob hier eine ephemere Wandbildung vorliegt. Dies bedarf jedoch noch der Nachprüfung; sollte sich dies bestätigen, so wäre es von Wert festzustellen, welche Correlation zwischen diesen verschiedenen Modifikationen und der Ausbildung des umliegenden Gewebes besteht, d. h. unter welchen Umständen die direkte Umwandlung und unter welchen die Makrosporenbildung stattfindet. Es erscheint aber wahrscheinlich, daß der sechzehnkernige Embryosack bei allen drei Euphorbien nur fakultativ ist. Durch dieses fakultative Auftreten wird der sechzehnkernige Embryosack aber auch hier gegenüber der ursprünglichen Auffassung gewissermaßen seines Charakters als strengen Typus beraubt.

Bei *Euphorbia lucida* konnte Modilëwski (83, p. 433) »die Ausbildung von zwei oder drei Mutterzellen als gewöhnliche Erscheinung, das Auftreten einer einzigen Embryosackmutterzelle als seltenere Erscheinung feststellen.« Da ich außerdem einigemal eine abweichende Zahl und Lage der Kerne im Embryosack beobachtet habe, beschränke ich mich mit dieser kurzen Erwähnung, um die Entwicklungsgeschichte von *E. lucida* noch einer eingehenderen Untersuchung zu unterziehen.« Er hält es jedoch für möglich, daß diese Abweichungen sich hier ebenso wie z. B. bei *Euphorbia csula* dadurch erklären, daß es infolge »der schwachen Abgrenzung des Embryosackes von den übrigen Zellen des Nucellus während seiner Entwicklung schwer ist, über die Natur seiner Entstehung sich eine richtige Meinung zu bilden.«

Zu den *Euphorbiaceae* wird ferner auch die Gattung *Pedilanthus* gerechnet. Bei dieser Gattung konnte Arnoldi

(1, Abb. 16, p. 146) eine einzige Archesporzelle feststellen. »Ein Tetradenstadium ist, wie aus Fig. 16 zu ersehen ist, nachweisbar. Dennoch finden wir im ausgewachsenen Embryosack dieselbe unvollständige Zahl von Zellkernen wie bei *Ceramanthus*. . . « Es ist nicht ganz verständlich, was Arnoldi mit diesen kontrastierenden »dennoch« ausdrücken will. Ein Tetradenstadium findet sich ja auch bei *Ceramanthus*. Man könnte diese Formulierung ganz verschiedenartig auslegen. Was nun aber dieses Tetradenstadium betrifft, so kommen hier in einer Schnittebene scheinbar nur drei Makrosporen zu liegen (1, Abb. 16, p. 146); ob die große Zelle der Mikropyle oder der Chalaza genähert ist, läßt sich nicht beurteilen. Obwohl der reife Embryosack in der Regel bloß eine Vierzahl von Kernen zeigt, konnte Arnoldi »in einem Fall unten im Embryosack einen in Teilung begriffenen Kern finden — eine etwas verspätete Antipodenbildung, die aber weder lebensfähige, noch absterbende Antipoden zeigt« (1, p. 144). Dieses einwandfrei erwiesene Auftreten eines reduzierten Embryosackes bei einer nahe von *Euphorbia* gestellten Form ist von großem Interesse. Dieses Verhalten würde aber, wenn die hier geäußerte Vermutung sich bestätigt, an das Verhalten von *Euphorbia corrolata* erinnern. Wenn es auch noch nicht geklärt ist, ob wir es bei dieser Art mit einem fakultativen gänzlichen Fehlen der Antipoden zu tun haben, so liegt hier jedenfalls eine Reduktion dieser Zellen vor. In beiden Fällen, sowohl bei *E. corrolata* als auch bei *Pedilanthus*, bedürfen wir jedoch erst der Feststellung, ob wir es mit einer primären oder einer sekundären, indirekt durch die Förderung benachbarter Gewebe bedingten Reduktion zu tun haben. Dafür würde die Ausbildung einer größeren Antipodenzahl bei *E. platyphylla*, in welcher, wenn sie sich bestätigt, eine Förderung dieser Stadien zum Ausdruck kommt, ferner vor allem das Auftreten zahlreicher potentieller Embryosäcke bei Verwandten, die scheinbare Entwicklungsfähigkeit mehrerer Makrosporen bei *E. procera* und *palustris*, ferner das Fluktuieren der Entwicklungsfähigkeit bei den Makrosporen von *E. Peplus* sprechen.

Eine Übersicht über die Befunde bei den *Tricoccae* zeigt, daß sowohl bei *E. palustris* als auch bei *E. procera* eine

Vermehrung des Archespors, respektive der Makrosporenmutterzelle bis auf sieben auftreten kann. Gerade diese beiden Formen, die von allen untersuchten Euphorbien durch die große Begünstigung dieses Stadiums ausgesprochen sind, weisen nun aber auch einen sechzehnkernigen Embryosack auf. Man wäre geneigt, diese beiden Merkmale miteinander in causale Beziehung zu bringen. In diesem Sinne äußert sich bereits Modilewski (83, p. 482), indem er sagt: »Zur Unterscheidung der beiden Typen (dem sogenannten normalen und dem sechzehnkernigen Embryosack) kann man... drei Momente in der Entstehung des Embryosackes bei den Euphorbiaceen als wichtig auseinanderhalten... In der normalen Reihe sind im Vergleich mit der anormalen folgende Differenzen zu notieren: 1. nur eine Archesporenzelle, 2. Entstehung von Tochterzellen, 3. ein typischer achtkerniger Embryosack. Es ist möglich anzunehmen, daß eine korrelative Beziehung zwischen den Merkmalen in jeder Reihe existiert, doch ist es vielleicht besser, mit einer solchen Vermutung zu warten, bis es gelingen wird, die Entwicklungsgeschichte einiger *Euphorbia*-Arten zu verfolgen, bei denen die Merkmale der beiden Reihen gemischt zu entstehen scheinen.« Eine solche Mischung der Merkmale ist jedoch seither bei *Acalypha* beobachtet worden, wo ein sechzehnkerniger Embryosack in Verbindung mit einer einzigen Archesporenzelle auftreten kann. Dies scheint dafür zu sprechen, daß, vorausgesetzt die Deutung des sechzehnkernigen Embryosacks als Ausdruck der Förderung sich bestätigt, zwischen dieser Vermehrung der Kernzahl und der Vermehrung des Archespors kein Causalverhältnis, sondern eher ein Parallelismus besteht, indem beide Modifikationen sich auf die Wirkung ein und derselben fördernden Ursache zurückführen lassen. Eine geringe Förderung des Archespors findet sich sonst auch noch bei *E. platyphylla*, wo ein achtkerniger Embryosack mit sekundärer Vermehrung beschrieben wurde, ferner auch bei *E. virgata* und *lucida*, deren diesbezügliches Verhalten noch der Klärung bedarf.

Auffallend ist ferner, daß in der ganzen Formenreihe stets nur ein einziger reifer Embryosack beobachtet wurde, obwohl sowohl bei *E. procera* als auch bei *E. palustris* eine

große Zahl vierkerniger Makrosporenmutterzellen zur Ausbildung gelangen, von welcher aber nur eine einzige, die zur Reife gelangt, das Achtkernstadium erreicht.

Was die Makrosporenzahl betrifft, so wurden ganz verschiedenartige Verhältnisse beschrieben. Außer der Vierzahl konnte auch die Dreizahl festgestellt werden; es bedarf aber noch der Nachuntersuchung, ob es sich in diesen Fällen nicht immer um eine Vierzahl mit abweichender Lagerung handelt. Sollte sich diese Vermutung jedoch nicht bestätigen, so verdient es jedenfalls noch der Erwähnung, daß diese Reduktion gerade bei Formen mit vierkernigem Embryosack nicht beschrieben worden ist. Die große Mannigfaltigkeit in der Lagerung der Makrosporen, wie sie für *Mercurialis* festgestellt wurde, könnte aber jedesfalls dafür sprechen, daß die scheinbare Dreizahl auf eine abweichende Orientierung zurückzuführen ist. Außer diesen Modifikationen wurde bei den *Tricoccae* auch eine direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack festgestellt. Dieses Verhalten ist für *E. procera* und *palustris* beschrieben worden und hier stets mit der Ausbildung eines sechzehnkernigen Embryosackes verbunden. Es findet sich fakultativ scheinbar auch bei *Mercurialis*; ob hier jedoch eine Korrelation zwischen dieser Modifikation und der fakultativen Vermehrung der Kernzahl besteht, ist noch nicht erwiesen.

Im allgemeinen scheint es nur eine Makrospore zu sein, die zur Weiterentwicklung gelangt; die für *E. palustris* und *procera* vorliegenden Abbildungen legen jedoch die Vermutung nahe, daß hier im Gegensatz zu Modilewski's Deutung auch eine fakultative Entwicklung mehrerer Makrosporen bei einer gleichartigen Weiterentwicklung derselben auftreten kann. Dies bedarf jedoch der Bestätigung. Ein Fluktuieren der Lage der zur Entwicklung gelangenden Makrospore wie sie in Fällen geförderter Entwicklung häufig ist, wurde bisher nur bei *E. Peplus* beschrieben.

Was die Kernzahl im reifen Embryosack betrifft, so finden sich bei den *Tricoccae* sehr verschiedenartige Verhältnisse. Außer der häufigen Achtzahl wurde sowohl eine Vermehrung als auch eine Verminderung der Kernzahl fest-

gestellt. Diese Vermehrung kommt nicht nur in dem Auftreten von sechzehn Kernen bei Ausfall der Makrosporenbildung, sondern auch in der Vermehrung der Antipoden, wie sie von Donati bei *E. platyphylla* beschrieben wurde, zum Ausdruck. Dieser Fall kann allerdings nur mit Vorsicht aufgenommen werden. Eine fakultative Vermehrung der Kernzahl durch Ausbildung von fünf bis sieben Kernen im Eiapparat wurde auch bei *Mercurialis*, eine entsprechende Vermehrung ferner von Donati auch bei *Poinsettia pulcherrima* beschrieben, ohne daß in diesen Fällen eine Korrelation mit den vorhergehenden Stadien festgestellt werden konnte. Sie soll nach Modilewski auch für *E. lucida* wahrscheinlich sein.

Außer diesen Formen mit geförderter Kernzahl findet sich bei den *Tricoccae* auch eine Anzahl von Vertretern, die eine Reduktion der Kerne aufweisen. »Bei *Glochidion*, *Trigonostemon* entwickelt... der Embryosack... sich gleichfalls normal, doch sterben die Antipoden frühzeitig ab, so früh, daß die Antipoden kaum Zeit finden sich zu bilden. Bei *Pedilanthus* bildeten sich die Antipoden überhaupt nicht, doch findet man im Embryosack fünf Kerne, von denen drei den Eiapparat ausmachen und zwei sich zum endgültigen Embryosackkern vereinigen; *Codiaeum* und *Ceramanthus* gehen in dieser Beziehung noch weiter. Bei ihnen entwickelt sich nicht einmal der fünfte Kern und der Embryosack bleibt in dem vierkernigen Stadium zurück, den drei Zellen des Eiapparates sowie einem Polkern den Anfang gebend, also eine Wiederholung des gleichen Prozesses bei den *Onagraceae* nach Modilewski« (1, p. 152). Eine ähnliche Reduktion wie bei *Scepasma* dürfte sich vielleicht, wie aus der Schilderung Lyon's hervorgeht, auch bei *E. corrolata* vorfinden, da hier in mehreren hundert Schnitten nur ein einziges Mal das Auftreten von Antipoden beobachtet werden konnte. Ob es sich bei dieser Art jedoch tatsächlich um eine vollständige Unterdrückung der Antipoden handelt oder nur um eine besonders kurze Lebensdauer dieser Zellen, bedarf noch der Nachuntersuchung. Hervorgehoben muß jedoch werden, daß es sowohl bei dieser *Euphorbia* als auch bei *Glochidion* und *Pedilanthus*, den einzigen Formen mit reduzierter Kernzahl,

die diesbezüglich untersucht sind, die unterste Makrospore ist, die sich zum Embryosack entwickelt. Bei den Euphorbiaceen, zumindest bei den genannten Formen dieser Reihe scheint daher wohl eine andere Ursache zur Reduktion der Kernzahl zu führen, wie z. B. bei den Myrtales, wo gerade die Konkurrenz mit den lebenskräftigen chalazalen Makrosporen diese Reduktion hervorruft.

Dieser Vergleich der bisherigen, verhältnismäßig noch seltenen Befunde ergibt für die *Tricoccae* daher sehr mannigfaltige Verhältnisse. Ein klares Bild der Beziehungen dieser verschiedenen Modifikationen zu geben, stößt hier aber auf ungleich größere Schwierigkeiten, wie z. B. bei den Myrtales, wo eine größere Menge von Befunden vorliegt. Wir haben hier nebst Formen, deren eine, z. B. die basale Makrospore, einen vierkernigen Embryosack liefert, solche vor uns, die aus Vereinigung von vier Makrosporen einen sechzehn-kernigen Embryosack zur Entwicklung bringen, nebst diesen ferner Formen, deren Entwicklung noch nicht geklärt ist, die eine Vermehrung der Kernzahl eines Poles aufweisen. Wenn man die letztgenannten Fälle bei der Diskussion nicht berücksichtigt, so könnte man behaupten, daß die Ausbildung des vier- und des sechzehn-kernigen Embryosackes vollkommen analog ist, daß daher die Anzahl der Makrosporen, die zur Weiterentwicklung gelangen, bedeutungslos erscheint.

Gegen diese Auffassung möchte ich mich schon theoretisch wenden. Wenn man aber von einem theoretischen Einwand gegen die ausschließliche Berücksichtigung der Teilungszahl innerhalb der Einzelmakrospore und gegen die willkürliche Vernachlässigung der Makrosporenzahl absehen und wirklich nur das Merkmal der Teilungszahl berücksichtigen will, so würde der sechzehn-kernige Embryosack in Anbetracht der verringerten Teilungszahl jeder Einzelmakrospore einen klaren Ausdruck der Reduktion darstellen. Für diese Schlußfolgerung würde jedoch die Tatsache kaum zu sprechen scheinen, daß bei den *Tricoccae* in diesen Stadien sonst gerade auf mannigfache Weise eine Förderung zum Ausdruck kommt. Diese Förderung spricht sich nicht nur in der Entwicklung einer ganz ungewöhnlichen Nucellarcalotte und eines langgestreckten

Embryosackes aus, die hier in die Betrachtung nicht einbezogen wurden, sondern sie kommt ferner auch in der Ausbildung zahlreicher fakultativer Embryosäcke, in der scheinbar vorhandenen, allerdings noch zu beweisenden fakultativen Ausbildung mehrerer zur Entwicklung gelangender Makrosporen, in dem Fluktuieren der Entwicklungsfähigkeit, in der Vermehrung der Kernzahl bei *Mercurialis* und *Euphorbia* zum Ausdruck. Sie dürfte sich vielleicht auch in dem Verhalten von *E. dulcis* äußern, indem hier apogame Embryobildung beschrieben wurde. Die Natur dieser Embryonen steht noch nicht einwandfrei fest. Hegelmaier beschreibt ihre Entstehung, indem er sagt (47, p. 17) »Jedenfalls sind es aber bei *Euphorbia* Zellen der oberflächlichen, an die Keimsackhöhle grenzenden Lage, um die es sich hier handelt; daß tiefer gelegene Elemente in solcher Weise in Tätigkeit treten würden, läßt sich durch keinerlei Beobachtung erweisen. Vergleicht man freilich Fälle . . . mit dem in Fig. 4 dargestellten, in welchem neben dem Eiapparat noch eine geringe Mehrzahl von freien Kernen in dessen Nachbarschaft vorhanden ist, so könnte die Meinung entstehen, daß solche Kerne . . . für die Entstehung der Adventivembryonen in Anspruch zu nehmen seien.« Wenn nun auch Hegelmaier diese Deutung vollkommen zurückweist, so wäre es vielleicht doch von Wert nachzuprüfen, ob die freien Kerne der Abb. 4, Taf. II (47) wirklich Endospermkerne darstellen und nicht einer Vermehrung der Kernzahl des Embryosackes vor der Befruchtung entsprechen und ob dann nicht Kerne des Embryosackes den Adventivembryonen den Ursprung geben. Sollte sich aber Hegelmaier's Deutung bestätigen, so wäre diese Förderung an den Embryosack angrenzender Nucellarzellen bei normaler Entwicklung des Embryosackes auch selbst schon ein klarer Ausdruck der Förderung dieser Stadien.

Wenn sich ferner im Sinne der hier vorgeschlagenen Umdeutung bei *Euphorbia palustris* und *procera* tatsächlich eine fakultative Ausbildung von mehreren Makrosporen mit reduzierter Kernzahl findet, so würde dies vielleicht den Weg weisen, auf welchem der sechzehnkernige Embryosack entstanden ist. Diese Vierkernigkeit mehrerer benachbarter

Makrosporen dürfte dann wohl ebenso wie die Weiterentwicklung mehrerer Nucellarzellen bis zum Vierkernstadium einen Ausdruck der Förderung darstellen. Der einzige Unterschied zwischen diesen beiden Fällen würde dann darin bestehen, daß bei der Konkurrenz der sporogenen Zellen endlich doch eine der Nucellarzellen die Oberhand gewinnt und allein ein acht- und schließlich ein sechzehnkerniges Stadium erreicht, während die Konkurrenz der vier weiterentwickelten Makrosporenschwesterzellen hier nicht zu einem Überwiegen einer meistbegünstigten zu führen scheint. Dies gilt allerdings nur für die Fälle der Vereinigung der Makrosporen in einen Embryosack, während es für den Fall zellularer Makrosporenbildung, falls das Auftreten derselben sich bestätigt, erst der Befunde bedarf. Jedenfalls scheinen diese Verhältnisse aber dafür zu sprechen, daß auch der sechzehnkernige Embryosack ein Produkt der Förderung ist.

Wenn man jedoch den sechzehnkernigen Embryosack in diesem Sinne als Reduktion, den vierkernigen Embryosack als Produkt der Förderung betrachtet, so erweckt es den Anschein, daß bei den *Tricoccae* ganz heterogene Verhältnisse auftreten. Es liegt dann nahe zu untersuchen, ob wir es hier mit zwei Entwicklungszweigen verschiedener Richtung zu tun haben. Dafür scheint nun die Verteilung des reduzierten und geförderten Embryosackes im System — sofern dieses, was meiner Beurteilung entgeht, ein Bild der tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse gibt — nicht zu sprechen. Nicht nur daß die morphologische Reihe von dem achtkernigen *Glochidion* mit seiner schnellen Reduktion der Antipoden, über *Pedilanthus* mit seiner sogenannten verspäteten Antipodenbildung zum fünfkernigen *Scepasma* und zum vierkernigen *Codiaeum* keine phylogenetische Reihe darzustellen scheint; so ist es vor allem ganz auffallend, daß eine Gattung wie *Scepasma* mit einem reduzierten Embryosack in die Nähe der sechzehnkernigen Euphorbien zu stehen kommt. Von Wichtigkeit wäre auch eine Klarlegung der Verhältnisse bei *Euphorbia corrolata*, um festzustellen, ob diese scheinbare Diversität auch innerhalb einer Gattung auftreten kann.

Es ist nun aber auch möglich, daß die hier behandelten Verhältnisse bei den *Tricoccae* deshalb nur dem Anschein nach so heterogen sind, nicht weil wie Palm annimmt, auch der sechzehnkernige Embryosack eine Reduktion darstellt, sondern weil auch der Embryosack mit verringerter Kernzahl entgegen dem Augenschein als eine Folge der Förderung auftritt, d. h. weil diese Verringerung der Kernzahl gerade als eine Folge der Förderung benachbarter Gewebe erscheint. Für diese Möglichkeit lassen sich jedoch augenblicklich nur wenige Argumente anführen. Es liegen aber auch noch zu wenig Angaben über das benachbarte Gewebe vor. Die Entwicklung von Nucellarembryonen bei *Euphorbia dulcis* könnte ja, wenn sie sich bestätigt, in diesem Sinne gedeutet werden. Gegen diese Annahme scheint jedoch, wie erwähnt, die Tatsache zu sprechen, daß es, soweit bisher Beobachtungen vorliegen, hier z. B. im Gegensatz zu dem Verhalten der Onagraceen die unterste von vier Makrosporen ist, die sich zum vierkernigen Embryosack entwickelt und daß bisher Angaben über eine besondere Langlebigkeit derselben nicht vorliegen. Die Reduktion scheint hier daher kaum durch die Konkurrenz mit entwicklungsfähigen und langlebenden Schwesterzellen bedingt zu sein. Diesen Fragen näher zu treten ist jedoch kaum möglich, bevor nicht genaue Beschreibungen des angrenzenden Nucellargewebes vorliegen.

Arnoldi hat nun die Überzeugung ausgesprochen (1, p. 153), daß »der unvollständige Embryosack... nichts als reduzierte, durch die Unterdrückung des antipodalen Endes des Embryosackes zustande gekommene Bildungen« darstellt. Er sieht in der verspätet eintretenden Antipodenentwicklung von *Pedilanthus*, die nur in der versuchten Teilung des Antipodialkernes besteht, »die aber weder lebensfähige, noch absterbende Antipoden (1, p. 144) schafft«, einen Beweis dafür, daß »der unvollständige Embryosack durch Wegbleiben des Antipodalteils zustande kommt«. In seinem Sinne gibt die morphologische Reihe von *Glochidion* über *Pedilanthus* zu *Codiaeum* die Stufenfolge der Reduktionen wieder. Daß es sich bei diesen Formen auch tatsächlich um eine Reduktion handeln dürfte, steht wohl außer Zweifel, dagegen ist es

noch eine offene Frage, ob wir hier eine direkte oder eine indirekte, durch Förderung bedingte Reduktion vor uns haben. In diesem Zusammenhang wäre eine Vermehrung von Antipoden bei *E. platyphylla*, falls dieser Befund Donati's sich bestätigt, einigermaßen von Bedeutung.

Das Verhalten von *Codiaeum* unterscheidet sich von *Oenothera* jedoch nicht nur durch die Lage der zur Entwicklung gelangenden Makrospore, sondern wie Palm (84, p. 237) betont, auch durch den Zeitpunkt des Eintretens der Unipolarität. Daß diesem Merkmal bis zu einem gewissen Grade entschieden systematische Bedeutung zukommt, möchte ich keineswegs bezweifeln. Trotzdem bedarf es aber erst eines umfassenden Vergleiches um festzustellen, wie weit diese Bedeutung reicht. Meiner Überzeugung nach wird sie von Palm überschätzt. Während es von prinzipieller Bedeutung ist, ob sich überhaupt eine Reduktion oder Förderung der Kernzahl im Embryosack beobachten läßt, ist die Lage der zur Entwicklung gelangenden Kerne etwas sekundäres. Als Beleg hierfür sei z. B. an die verschiedenen Modifikationen des sechzehnkernigen Embryosackes der hier zum Vergleich zugezogenen Myrtales erinnert. Es erscheint u. a. wahrscheinlich, daß der Unterschied in der Polarität bei *Codiaeum* und *Oenothera* zum Teil auch eine Folge der Lage der zur Entwicklung gelangenden Makrosporen, indirekt daher auch ihrer Zahl und Lebensfähigkeit ist, indem die überlebenden basalen Makrosporen bei *Oenothera* durch ihre Konkurrenz die mikropylare Hälfte des Embryosacks begünstigen, eine relativ große Anhäufung des Plasmas an diesem Pol und damit eine Ansammlung der Kerne bedingen. Der Unterschied könnte aber auch dadurch hervorgerufen sein, daß es bei *Oenothera* eben eine Schwestermakrospore ist, die durch ihre Konkurrenz eine Reduktion des Embryosackes hervorruft, während es bei den genannten Makrosporen entweder direkt eine Abnahme des Nahrungsstromes oder eine etwas später in Konkurrenz tretende, geförderte chalazale Zelle ist, die eine solche Wirkung auslöst. Dies bedarf jedoch noch des Beweises. Jedesfalls findet sich aber von *Codiaeum* über *Pedilanthus* eine Stufenfolge, die einer fortgesetzten Verspätung im Eintritt

der reduzierenden Wirkung entspricht. Wenn Palm sich nun gegen die Behauptung Arnoldi's wendet, daß es unzweifelhaft sei, daß die unvollständigen Embryosäcke nichts als reduzierte, durch Unterdrückung des Antipodalabschnittes zustande gekommene Bildungen vorstellen und meint, daß sie »nicht nur nichts Tatsächliches besagt, sondern direkt irreleitend sei, da eine normale Polarität noch auf dem früheren Vierkernstadium zum Vorschein kommt« (89, p. 237), so geht er mit seinem Widerspruch zu weit. Sowohl im Sinne Palm's als auch Arnoldi's haben wir es mit Reduktionen des Antipodalabschnittes zu tun, die Einbeziehung des Zeitpunktes der auftretenden Unipolarität erscheint aber nur als eine notwendige Ergänzung. In diesem Zusammenhang wäre es übrigens auch von Interesse zu sehen, ob die Unipolarität bei *Ceramanthus*, worüber Angaben bisher noch fehlen, ebenso wie bei *Codiaeum* und *Glochidion* auch erst nach dem Vierkernstadium auftritt. Es ist aber wohl keinem Zweifel unterworfen, daß die Ausgangsform von *Codiaeum* im Sinne der Entwicklungsform von *Garcinia* und abweichend von den Önotheraceen ein bipolares Vierkernstadium aufgewiesen hat. Wenn aber Arnoldi immer wieder betont, daß es der Antipodalabschnitt ist, der in eine Stufenfolge von einem achtkernigen Embryosack mit schneller Rückbildung der Antipoden zu einem fünfkernigen mit »verspäteter Antipodenbildung« und von da zu einem vierkernigen führt, so könnte man geneigt sein, dies als einen Beweis dafür anzusehen, daß es sich hier um eine primäre Rückbildung handelt, nicht weil die Anlage von Kernen unterdrückt wird, sondern weil Rudimente vorhanden sind. Diese Schlußfolgerung ist aber auch nicht ganz zwingend.

Wie aus der Diskussion der Befunde zu ersehen ist, läßt sich augenblicklich nicht zu einem abschließenden Urteil darüber gelangen, in welcher Beziehung die verschiedenen Typen des Embryosackes zu einander stehen. Es erscheint wohl kaum möglich, den sechzehnkernigen Embryosack als Reduktion aufzufassen, sein Verhältnis zum vierkernigen Embryosack ist aber unter Voraussetzung, daß das Pax'sche System den Verwandtschaftsverhältnissen entspricht, kaum verständlich.

Ein klares Bild der Beziehung der verschiedenen Embryosacktypen läßt sich bei den *Myrtales* gewinnen.

Unter den Familien dieser Reihe sind die Penäaceen von Stephens in mehreren, und zwar in *Sarcocolla*, *Penaea* und *Brachysiphon* untersucht worden. »The archespor consists of a single sporogenous cell, which at its earliest recognizable stage is found sunk one layer deep beneath the epidermis. The arrangement of the cell or cells in the layer immediately above it indicates that they and the sporogenous cell were probably derived from a single hypodermal cell by periclinal division« (107, p. 364). Es dürfte daher wohl berechtigt sein, hier von der Ausbildung eines mehrzelligen Tapetums zu sprechen. Das Auftreten zweier Makrosporenmutterzellen konnte Stephens nur in einem Falle feststellen. »In a preliminary note, it was stated that this cell 'appears to form a row of three (?) macrospores'. Further examination leaves no doubt that the reduction division takes place in the embryo-sac itself, and that a preparation formerly interpreted as a row of three megaspores, the upper two disintegrating, must really represent an enlarging mother-cell capped by crushed nucellar cells« (p. 364). Es wäre aber vielleicht doch noch nachzuprüfen, ob die ursprüngliche Deutung auch tatsächlich eine Fehldeutung darstellt, oder ob wir es hier nicht doch mit einem fakultativen Auftreten einer nichtlinearen Tetrade zu tun haben. Was die Lagerung der Kerne im reifen Embryosack betrifft, behauptet Stephens, daß »the four pairs of nuclei normally formed are found usually lying crosswise one at each end of the sac and the two at the sides« (107, p. 365). Der sechzehnkerne Embryosack enthält vier ei-apparatähnliche dreizellige Gruppen und vier verschmelzende Polkerne. Die Lagerung der Zellgruppen ist, wie aus Abb. 21, Taf. XXV (107) ersichtlich, vollkommen wechselnd; eine Förderung der Chalaza kommt nicht vor, eher weist scheinbar die mikropylare Hälfte eine Begünstigung auf.

Die *Thymelacaccae* zeigen, was die hier betrachteten Merkmale betrifft mit Ausnahme von *Wikstroemia* ein sehr gleichartiges Verhalten. Bezüglich des Archespors liegen Angaben bei *Daphne odora* (86, p. 247), *Wikstroemia* (120,

p. 228) und *Daphnopsis* (45, Abb. 11, Taf. II) vor. Allen ist ein einzelliges Archespor gemeinsam. Diese Archesporzelle bringt nach oben zahlreiche Tapetenzellen, die den Embryosack tief in den Nucellus versenken, nach unten eine Tetrade hervor. Von dieser Tetrade wird nach den Befunden bei *Daphne odora* (86, p. 249) und *alpiua* (109, p. 77) und *Daphnopsis Swartzii* (45, Abb. 14, Taf. II) zu schließen, augenscheinlich meist die unterste Makrospore zum Embryosack; es kommt jedoch auch vor, daß die oberste oder eine andere an ihre Stelle tritt. Ein solches Fluktuieren der maximalen Entwicklungsfähigkeit ist für *Daphne odora* (86, Abb. 49, Taf. XXVI) und *D. alpiua* beschrieben worden. Hier kommt es nach Strasburger (109, p. 77) ausnahmsweise auch vor, daß eine der oberen Makrosporen zur Herrschaft gelangt. Von diesem Verhalten, wo doch nur eine einzige Makrospore zur Entwicklung kommt, finden sich bei *Daphne odora* Zwischenstufen zu einer anderen Form vermehrter Entwicklung (86, p. 249), indem »In general the disintegration of the upper three megaspores takes place simultaneously, but in some cases it seems to occur one by one e. g. the next cell above the functional megaspores degenerates first, then the one above and finally the uppermost one. I have observed in several preparations the figures... in which the central two megaspores have already degenerated, while the innermost and outermost one are equally well developed.« Ein Fall der Weiterwicklung mehrerer zellulärer Makrosporen ist für die Thymeläaceen bisher noch nicht beschrieben worden.

Auffallend ist ferner auch die große Mannigfaltigkeit in der Lagerung der Makrosporen. Neben der linearen Anordnung findet sich auch eine kreuzweise, und zwar entweder in dem Sinne, daß die beiden terminalen oder die beiden mittleren Makrosporen (86, Abb. 46, Taf. XXVI; 100, Abb. 75 und 78, Taf. III) nebeneinander zu liegen kommen. Dieses Verhalten findet in der wechselnden Lage der Zellgruppen im Embryosack der Penäaceen eine Parallele.

Eine große Mannigfaltigkeit der Verhältnisse zeigen die Thymeläaceen auch was die Ausbildung von Zellwänden zwischen den Makrosporen betrifft. Bei *Daphnopsis Swartzii* scheint

neben einer vollkommenen zellularen Tetrade auch ein fakultatives völliges Fehlen der Zellwandbildung aufzutreten (45, Abb. 13, Taf. II). Auch *Daphne alpina* dürfte sich diesbezüglich ganz verschieden verhalten. Nebst einem Fall, wie ihn Abb. 77, Taf. III darstellt, der auf ein Fehlen jeder Wandbildung zwischen den Makrosporen schließen läßt, findet sich auch ein solcher, wie er in Abb. 75, Taf. III wiedergegeben ist, wo nur die basale zur Reife gelangende Makrospore sich durch eine Zellwand abtrennt. Bei *Wikstroemia indica* soll dagegen nach Winkler (120, p. 228) « die untere durch Teilung des Archespors entwickelte Zelle direkt, ohne weitere Teilung zur Makrospore werden. Die Tetradenteilung bei der Makrosporenbildung ist also bei *Wikstroemia indica* unterdrückt. Wenigstens trifft dies in der Mehrzahl der Fälle zu. Gelegentlich ließ sich auch in der Embryosackmutterzelle eine Zweiteilung beobachten. In diesem Falle war es dann immer die untere Zelle, die unter Verdrängung der anderen zur Makrospore wurde. Mehr wie zwei Makrosporen im selben Nucellus habe ich nie beobachtet.» Im Gegensatz zu Winkler konnte Strasburger (109, p. 69) feststellen, daß die Embryosackmutterzelle »in allen Fällen in zwei Schwesterzellen zerlegt wird. Zumindest ist mir kein sicher zu stellender Fall vorgekommen, wo die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack sich entwickelt hätte. Eine feste Scheidewand wird zwischen diesen beiden Zellen nicht ausgebildet, sie erscheinen vielmehr nur durch einen hellen Zwischenraum voneinander getrennt. . . ; ausnahmsweise kommt es übrigens vor, daß einer der beiden Kerne oder auch beide ihre mit Zellteilung verbundene Teilung wiederholen und daß alsdann . . . vier durch gequollene Scheidewände getrennte Zellen aufeinander folgen.« Die Lagerung dieser beiden normal auftretenden Zellen ist verschieden, sie können auch nebeneinander zu liegen kommen. »In ihrer Größe pflegen die beiden Tochterzellen mit der Embryosackmutterzelle übereinzustimmen, doch kann die untere Zelle auch größer sein, ausnahmsweise . . . auch die obere« (109, p. 69).

Dagegen scheint bei *Daphne alpina* trotz dieses Fehlens der Wandbildung nur der chalazale Makrosporenkern zur

Weiterentwicklung zu gelangen. Über das diesbezügliche Verhalten von *Daphnopsis Swartzii* lassen sich keine endgiltigen Folgerungen ziehen. Nach Abb. 13, Taf. II zu urteilen, gehen die Kerne des Embryosackes auch hier nur aus der basalen Makrospore hervor, welche die anderen an Größe weit überragt. Das Verhalten von *Wikstroemia* scheint von diesen beiden Formen insofern abzuweichen, als bei direkter Umwandlung der Makrosporenmutterzelle alle Makrosporenkerne in den Embryosack eingehen dürften (120, p. 229).

Der zur Ausbildung der Makrosporen führende Teilungsvorgang weist hier nach Winkler und Strasburger eine ganz auffallende Modifikation auf. »Die Prophase der Reduktionsteilung wurde nicht festgestellt... Also konnte... der Kern trotz seines Aussehens kein Reduktionskern sein und mußte die Regelmäßigkeit der Gestaltung, die seine Kernplattenelemente im Vergleich mit jenen gewöhnlicher somatischer Teilungsfiguren auszeichnete, durch besondere und stets übereinstimmende, in den Embryosackmutterzellen herrschende Bedingungen bestimmt sein« (109, p. 67). Strasburger hebt ferner hervor (109, p. 74), daß die Gattung *Wikstroemia* unter den Thymeläoideen durch ihre hohe Chromosomenzahl ausgezeichnet ist, analog wie die mit apogamen Arten ausgestattete Gattung *Alchimilla*... und die apogamen Compositen«. Es dürfte nun wahrscheinlich sein, daß die gleichen Faktoren, welche in all diesen Fällen die von mir behauptete relative Förderung dieser Stadien veranlassen, auch die »Raum und Ernährungsverhältnisse« darstellen, auf welche Strasburger die Vermehrung des Chromatins und die Hemmung der Reduktionsteilung zurückführen möchte. Es steht nun aber noch die Frage offen, ob zwischen dieser Vermehrung des Chromatins und der Unterdrückung der Wandbildung bei der Teilung der Makrosporenmutterzelle ein Zusammenhang besteht und welcher Art derselbe ist. Darüber spricht Strasburger sich nicht aus, dagegen sucht er die anderen Merkmale des Teilungsvorganges bei *Wikstroemia* miteinander in Beziehung zu setzen (109, p. 77). »Wir sahen, daß bei *Wikstroemia* nur zwei Zellen aus der Makrosporenmutterzelle hervorgehen, von denen die eine

verdrängt wird«. Betrachten wir nun das Verhalten der anderen Thymeläaceen als ursprünglich, so würde der Embryosackmutterzelle von *Wikstroemia indica* nur eine von den beiden ihr zukommenden Teilungen verblieben sein«. Doch kann man sich vorstellen, daß auch sie hätte wegfallen und aus der Embryosackmutterzelle direkt der Embryosack hervorgehen können. Daß der zweite Teilungsschritt unterbleibt, ist leicht aus der Ausschaltung der Reduktionsteilung zu begreifen, die ja sonst schon die Bedingungen für das Nachfolgen einer homöotypischen Teilung schafft. Warum der erste Teilungsschritt der Embryosackmutterzelle trotz der diploiden Ausstattung ihres Kernes vollzogen wird, leuchtet weniger ein. Man könnte von der Vorstellung ausgehen, daß dies aus erblich fixierten Ursachen hier noch geschehe« (109, p. 78). Strasburger weist hier auch auf die das analoge Verhalten der Kompositen hin.

Winkler hat zwar das Reifestadium des Embryosackes bei *Wikstroemia* nicht direkt beschrieben, nach seinen übrigen Angaben zu schließen dürfte es aber achtkernig sein. Eine Begünstigung der chalazalen Zellen scheint bei der Gattung nicht aufzutreten. Im Gegensatz hierzu findet sich bei den anderen Thymeläaceen eine solche Förderung der Chalaza ausnahmslos vor, indem eine vermehrte Antipodenzahl zur Ausbildung gelangt. Eine Vermehrung der Antipoden wurde bei den Thymeläaceen zuerst von Prohaska (91, Taf. VIII) für *Daphne Cneorum* und *Blagayana* festgestellt, bei welchen schon zu einem Zeitpunkt, wo die Polkerne noch nicht verschmolzen sind, bis gegen zehn Antipoden in einer Schnittebene zu liegen kommen. Eine ähnliche Vermehrung wurde späterhin von Osawa bei *Daphne odora* festgestellt, wo die Antipoden vier bis sechs Zellen betragen können (86, p. 251), ferner vom gleichen Autor für *D. Kinsiana* und *pseudomezereum*, wo »Antipodals are always composed of numerous cells, in certain embryosacs we may count thirty or more of them«. Ähnliche Verhältnisse wurden ferner auch von Guérin beschrieben (p. 9) »Or ce fait semble être général dans la famille. Si dans certaines espèces, le nombre des antipodes, tout en étant supérieur à trois, n'est que peu élevé.

chez d'autres (*Thymelaea*, *Passerina* et *Dirca palustris*) il est considérable, et les antipodes, toujours petites, forment alors un massif cellulaire plus ou moins volumineux...«. In dieser Vermehrung der Antipoden kommt nun die Begünstigung dieser Entwicklungsstadien, die sich auch in der vermehrten und fluktuierenden Entwicklungsfähigkeit der Makrosporen ausspricht, klar zum Ausdruck.

Die *Elcagnaceae* sind in mehreren Vertretern von Servettaz untersucht worden, der bei *Shepherdia* ein mehrzelliges Archespor, bei *Eleagnus* dagegen nur eine einzige Archesporzelle feststellte; von dieser Archesporzelle werden nach oben zahlreiche Tapetenzellen, nach unten drei Makrosporen abgegliedert, deren unterste sich weiter entwickelt. Da die Lagerung der Makrosporen bei den Thymeläaceen und Önotheraceen so verschiedenartig ist, wäre es leicht möglich, daß auch hier eine Vierzahl vorliegt, daß aber, ähnlich wie bei den Urticales eine außerhalb der Schnittebene liegende Makrospore der Beobachtung entgangen ist. Der Embryosack scheint über die Achtzahl der Kerne nicht hinauszugehen; zumindest sind bei den von Servettaz beschriebenen Formen nur drei Antipoden zur Ausbildung gelangt, deren basale (102, p. 359) eine große nutritive Tätigkeit entwickeln kann.

Von den Rhizophoraceen ist *Rhizophora Mangle* von Cook untersucht, wo ein einzelliges Archespor zur Entwicklung gelangt (21, p. 272). »The only satisfactorily preparation of this stage showed three megaspore-cells, but it is impossible to say whether this is or is not the regular number«. Der reife Embryosack ist bei dieser Gattung, soweit die Befunde reichen, achtkernig.

Die *Oenotheraceae* zeigen mit Ausschluß der Gattung *Trapa*, die auch sonst im System eine isolierte Stellung einnimmt, ein sehr gleichartiges Verhalten. In den meisten bisher untersuchten Fällen gelangt nur ein einzelliges Archespor zur Entwicklung, nur bei *Lopezia coronata* (111, p. 224) und *Oenothera biennis* (111, p. 224) ist auch eine fakultative Gewebebildung beobachtet worden, bei *Oenothera Lamarckiana* zumindest eine Ausbildung von zwei Makrosporen beschrieben worden. Bei *Oenothera biennis* entwickelt sich sogar jeder dieser Archespor-

zellen bis zum Tetradenstadium weiter. Sonst gelangt bei allen untersuchten Formen nur eine einzige, aber vollständige Tetrade zur Ausbildung. Im Gegensatz zu dem normalen Verhalten der Angiospermen ist es bei den Önotheraceen zumeist die mikropylare Makrospore, die sich zum Embryosack entwickelt. Dies wurde bisher bei *Oenothera Lamarckiana* (36, p. 206; 116 p. 8), *biennis* (81, p. 287; 116, p. 8), *tetraptera*, *rhizokarpa* und *coccinea* (116, p. 8) festgestellt; es findet sich ferner auch bei *Epilobium angustifolium* und *Dodonei* (81), ebenso bei *Circaea lutetiana* (81), *Fuchsia* (116, p. 6) *Clarkia* (116, p. 8) und endlich bei *Lopezia coronata* angegeben (111, p. 230). Die Übereinstimmung dieser Formen, was die Weiterentwicklung der oberen Makrospore betrifft, erscheint insbesondere in Anbetracht dessen auffällig, daß diese Modifikation sonst nur sehr selten beschrieben worden ist. Bei sämtlichen untersuchten Önotheraceen liegt aber nur eine einzige Angabe darüber vor, daß auch eine andere Makrospore sich zum Embryosack entwickeln kann. Dies ist, wenn auch bloß fakultativ, bei *Oenothera biennis* der Fall, wo nach den Befunden Davis auch die unterste Makrospore zur Reife gelangen kann.

Die Önotheraceen sind aber nicht nur durch die Lage des Embryosackes im Verhältnis zur Tetrade, sondern auch dadurch ausgezeichnet, daß die drei rudimentären Makrosporen eine besondere Vitalität aufweisen. »Die Schwesterzellen des Embryosackes bleiben in veränderter Form erhalten. Keineswegs werden sie gleich verdrängt und aufgebraucht, wie Modilewski annimmt« (116, p. 11). Bei *Lopezia coronata* konnte Täckholm sogar feststellen (111, p. 231), daß eine der basalen Makrosporen Kernteilungen aufweist.

In dieser obersten Makrospore gelangen nun bei *Oenothera Lamarckiana* und anderen Arten der Gattung *Oenothera* (116, p. 8), bei *Epilobium* (116, p. 5), *Circaea lutetiana* (81, p. 5), *Fuchsia* (116, p. 6) und *Lopezia* (111, p. 232) nur vier Kerne zur Entwicklung, bloß bei *Oenothera biennis* konnte Modilewski neben der Vierkernigkeit auch eine größere Kernzahl feststellen (81, p. 288), die jedoch so selten auftraten, daß er diese Tatsache näher zu studieren bisher keine Gelegenheit hatte.

Auffallend erscheint ferner, daß die Anordnung der Tetradenzellen auch bei dieser Familie der Myrtales einem Wechsel unterworfen ist. Es finden sich hier neben der häufigen linearen Anordnung wie Täckholm sie für *Lopezia* feststellen konnte (111, p. 231, Abb. 4a), auch eine kreuzweise Lagerung der Zellen oder, nach der von Werner für *Fuchsia* gegebenen Abbildung 10 (p. 6) zu schließen, eine schiefe Orientierung der Zellwände vor.

Ganz abweichend von diesen Önotheraceen verhält sich aber *Trapa natans*, bei welcher Gattung Gibelli und Ferrero im Gegensatz zu Guignard und Strasburger eine direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack feststellen konnten (37, p. 165). Diese Gattung bringt aber als einziger Vertreter dieser Familie einen achtkernigen Embryosack zur Entwicklung, der zum Unterschied zum Verhalten der anderen Önotheraceen auch durch eine außerordentliche Längsstreckung ausgezeichnet ist. In dieser Hinsicht schließt sich *Trapa* den Thymeläaceen an. Diese Abweichungen vom normalen Verhalten der Önotheraceen entsprechen jedoch wohl kaum drei isolierten, verschiedenartigen Merkmalen, sondern dürften einen kausal verbundenen Merkmalkomplex darstellen, indem gerade das Fortbestehen der drei chalazalen Makrosporen die Reduktion von Größe und Kernzahl des Embryosackes bedingt. Diejenigen Faktoren, welche das Fortbestehen der basalen Makrospore veranlassen, dürften aber ferner auch das besondere Längenwachstum des Embryosackes von *Trapa* hervorrufen.

Bei den Gunneraceen gelangt ebenso wie bei den Penäceen ein sechzehnkerniger Embryosack zur Entwicklung. Soweit die Beobachtungen reichen, geht dieser (100, Abb. 23; 31, p. 422) aus einer Archesporzelle hervor, die als einzige sporogene Zelle in einer der subepidermalen folgenden Schicht auftritt. Bezüglich der folgenden Entwicklungsstadien findet sich für *Gunnera Hamiltonii* nur die Angabe Schnegg's (100, p. 201), daß eine »Vierteilung der Embryosackmutterzelle« eintritt, wobei es noch dahingestellt bleibt, ob es sich hier wie Ernst vermutet (31, p. 422) um eine Fehldeutung oder nur um eine mangelhafte Ausdrucksweise handelt. Die

Beschreibung läßt, wie Ernst ausführt, über diese Stadien noch völlig im Unklaren und macht eine Nachprüfung auch schon aus dem Grunde sehr wünschenswert, als ein fakultatives Auftreten einer vorübergehenden Wandbildung oder eines achtkernigen, aus einer Tetradenzelle entstandenen Embryosackes nicht ausgeschlossen erscheint. Von Interesse ist ferner auch die große Mannigfaltigkeit der Polaritätsverhältnisse, die schon im Vierkernstadium zum Ausdruck kommt (31, p. 423; 81, p. 555). Die Lagerung der Kerne im reifen Embryosack, von denen nur drei dem mikropylaren Pol angehören, sechs bis sieben dagegen typische Antipoden darstellen — Schnegg betont sogar die Ähnlichkeit dieser Zellen mit den Antipoden von *Stackhousia* und *Sparganium* — und sämtliche anderen zum sekundären Embryosackkern verschmolzen, weist im Gegensatz zu dem Verhalten der Penäaceen deutlich auf eine Förderung der Chalaza hin. Diese Begünstigung des chalazalen Poles ist nun aber auch in Anbetracht der Vermehrung der Antipoden bei den Thymeläaceen bemerkenswert. Bei beiden Familien haben wir es mit einer Förderung zu tun, die sich zum Zeitpunkt der Reife insbesondere an der Chalaza geltend macht. Während diese Förderung im Makrosporenstadium der Thymeläaceen jedoch bloß angedeutet ist, nur ausnahmsweise zu einer kurzen Weiterentwicklung mehrerer Zellen einer Tetrade führt, liegen für die Gunneraceen bisher nur solche einwandfreie Schilderungen vor, die eine gleichartige Weiterentwicklung aller vier Makrosporen in einen Embryosack ergeben. Wir haben es daher bei den Gunneraceen ebenso wie bei den Penäaceen mit einem früheren Einsetzen der Förderung zu tun. Von Interesse dürfte es ferner sein, daß Schnegg (100, p. 203) bei *Gunnera Hamiltonii* eine parthenogenetische Weiterentwicklung der Eizelle für wahrscheinlich hält und daß eine solche Fortpflanzung nach Modilewski auch bei *Gunnera chilensis* vorliegen dürfte (81, p. 554).

Das Auftreten einer Parthenogenese bei diesen Formen mit einer so auffallenden Förderung dieser Stadien wäre gerade in Anbetracht des parallelen Auftretens einer solchen

Fortpflanzung bei anderen Formen, die eine gleiche Begünstigung zeigen von theoretischem Wert.

Die Halorrhagidaceen sind von Juel untersucht worden, der ein einzelliges, subepidermales Archespor feststellen konnte, aus der sich eine normale Tetrade entwickelt (68, p. 4), deren unterste Tochterzelle zum Embryosack auswächst (68, p. 8). Über die Antipoden finden sich keine besonderen Angaben vor.

Ein Vergleich der *Myrtales* ergibt, daß hier in den meisten Fällen nur ein einzelliges Archespor zur Entwicklung gelangt. Bezüglich der folgenden Stadien scheint auf den ersten Blick eine große Mannigfaltigkeit der Verhältnisse vorzuliegen. Bei den Penäceen und Gunneraceen findet sich eine direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack, ob bei jeder dieser beiden Familien daneben auch eine fakultative Tetradenbildung auftreten kann, bleibt noch dahingestellt. Bei den anderen Familien der *Myrtales* findet sich eine solche direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack dagegen nur selten. Sie scheint fakultativ bei *Daphnopsis Swartzii* und, wo jedoch nur der chalazale Kern sich weiter entwickelt, bei *Daphne alpina* aufzutreten. Dagegen konnte sie bei der parthenogenetischen *Wikstroemia* häufig und ferner ausnahmslos bei *Trapa natans* unter den Önotheraceen festgestellt werden. Neben dieser Modifikation findet sich auch eine Dreizahl von Makrosporen beschrieben. Ob sich diese Angaben darauf zurückführen lassen, daß die Tetradenzelle nicht in eine Schnittebene zu liegen kommen und ob auch hier eine vollkommene Tetrade vorliegt, bedarf noch der Nachuntersuchung. Das auch sonst häufige Vorkommen einer von der linearen abweichenden Lagerung bei den *Myrtales* würde aber dafür sprechen, daß es sich auch hier wie in vielen anderen Fällen um eine Tetrade handelt.

Auffallende Verhältnisse finden sich bei den *Myrtales*, was die Lage der zur Reife gelangenden Makrospore betrifft. Während es bei den bisher beschriebenen Eleagnaceen und bei *Hippuris* die unterste Tetradenzelle ist, die zur Entwicklung gelangt, weisen die Thymeläaceen eine außerordentliche

Variation der Lage auf. Bei den Önotheraceen ist es dagegen beinahe ausnahmslos die oberste Makrospore, aus welcher der Embryosack hervorgeht. Obwohl die größere Lebensfähigkeit dieser Zellen auch schon in diesem Fluktuieren zum Ausdruck kommt, so ist sie doch vor allem aus der verlängerten Lebensdauer der Makrosporen bei *Daphne odora* und den Önotheraceen zu erkennen. Eine entsprechende verlängerte Lebensdauer aller Makrosporen findet sich nun auch bei den Penäaceen und Gunneraceen, mit dem Unterschied jedoch, daß sie nicht durch Zellwände voneinander getrennt sind. Ob wir es bei den anderen Fällen, wo innerhalb der Myrtales eine direkte Umwandlung der Makrosporen auftritt, mit einer Förderung zu tun haben, bleibt noch eine offene Frage; für *Daphne odora* und *Daphnopsis* ist dies wahrscheinlich. Das gleiche gilt vielleicht auch, wegen des Auftretens von Parthenogenesis für *Wikstroemia*.

Das Verhalten bei den Önotheraceen gibt uns aber auch, was die Kernzahl im Embryosack betrifft, ein Mittel, um zu einem Verständnis der Verhältnisse bei den Penäaceen und Gunneraceen zu gelangen. Werner suchte das Fehlen der Antipoden mit dem Verhalten der Makrosporen in Beziehung zu bringen (116, p. 12). »Da der Embryosack der Onagraceen der Antipoden entbehrt, muß auf andere Weise für seine Ernährung gesorgt werden... Die Antipoden dürften in ihrer Bedeutung als Vertreter der Makrosporen aufzufassen sein...« Ebenso meint Täckholm (111, p. 231): »Die Tetradenzellen haben ihr Bestehen dem Umstand zu verdanken, daß die Antipoden bei dieser Pflanze fehlen, während sie selbst vielleicht einige von den Funktionen, welche diesen Zellen normalerweise zukommen, übernommen und sich dadurch vor dem unmittelbaren Untergang gerettet haben.« Beide Erklärungen betonen mit Recht das Bestehen eines Zusammenhanges, leiden aber an einem teleologischen Moment in ihrer Formulierung. Die Unterdrückung der Antipoden wird hier zu dem Primären, das Fortbestehen der Tetradenzellen gleichsam zu ihrer Konsequenz, aus einer durch das Verschwinden der Antipoden eintretenden physiologischen Notwendigkeit erklärt. Die Entstehung dieser Modifikationen dürfte sich tatsächlich

aber so darstellen, daß günstige Ernährungsverhältnisse eine gesteigerte Lebensfähigkeit sämtlicher Makrosporen bedingen, deren mikropylare aber endlich aus noch nicht geklärten Gründen allein zur Weiterentwicklung gelangt. Die Konkurrenz der chalazalen, weiterlebenden Makrosporen bewirkt nun aber eine Reduktion der Kernzahl im reifen Embryosack, in welchem der mikropylare Pol und zwar einerseits auf Grund der gleichen Faktoren, welche die mikropylare Makrospore zur Entwicklung kommen ließen, andererseits wegen der insbesondere an der Chalaza wirkenden Konkurrenz, im Vorteil ist und daher sämtliche Kerne aufweist.

Ebenso wie sich die Reduktion der Kernzahl bei den Önotheraceen durch die Konkurrenz mit den überlebenden chalazalen Makrosporen erklärt, läßt sich nun auch bei den Penäaceen und Gunneraceen die Verringerung der Teilungszahl der Einzelmakrosporen aus der Weiterentwicklung aller vier Tetradenkerne ableiten. Auch hier drückt sich die Förderung dieser Stadien in der vermehrten Lebenskraft aller Tetradenkerne aus; diese vermehrte Lebensdauer ruft aber durch ihre Konkurrenz gerade die Verringerung der Teilungszahl in jeder einzelnen hervor. Die gleichartige Weiterentwicklung sämtlicher wird hier im Sinne Palm's durch das Fehlen der Wandbildung unterstützt.

Daß wir es bei den Önotheraceen mit einer gerade durch eine Förderung der vorhergehenden Stadien bedingten Rückbildung der Antipoden zu tun haben und nicht mit einem ursprünglichen Verhalten, kann auch ein Vergleich der Antipoden bei den verwandten Formen ergeben. Es wäre völlig unverständlich, wenn sich innerhalb eines Verwandtschaftskreises gleichzeitig eine so bedeutende Vermehrung der Antipoden wie bei den Thymeläaceen und ihre vollkommene primäre Unterdrückung finden sollte. Man müßte dann an jedem systematischen Wert dieses Merkmals zweifeln. Eine solche weitgehende Schlußfolgerung ist aber nur nach eingehender Untersuchung gestattet. Ein Vergleich der Formen macht jedoch eine andere Erklärung möglich. Gerade diejenigen Ursachen, die eine so weitgehende Vermehrung der Antipoden bei den Tymeläaceen veranlassen, sind es, welche

die Weiterentwicklung der chalazalen Makrosporen der Önotheraceen und indirekt daher auch die Reduktion der Antipoden bedingen. Diese Reduktion ist nur kausalmechanisch zu erklären. Das Fortbestehen aller vier Makrosporen bedeutet hier im gleichen Sinne eine Konkurrenz, wie die Weiterentwicklung aller vier Makrosporen innerhalb eines Embryosackes. Wesentlich für beide Fälle ist, daß in ihren Einzelmakrosporen eine Verringerung der Kernzahl stattfindet, daß es aber bei den Önotheraceen die chalazalen Kerne sind, die fehlen, ist sekundär erst durch spezielle Lagerverhältnisse bedingt. Ebenso wie die Weiterentwicklung von vier Makrosporen und die Rückbildung der Kernzahl im sechzehnkernigen Embryosack der Penäaceen und Gunneraceen bei anderen Familien der Myrtales ihre Analogie findet, so zeigt sich auch bezüglich der Lagerungsverhältnisse zwischen dem sechzehnkernigen Embryosack und den anderen Modifikationen der Myrtales eine Übereinstimmung. Auch bei den Thymeläaceen und Önotheraceen findet sich ebenso wie im sechzehnkernigen Embryosack eine Abweichung von der linearen Anordnung. Diese Mannigfaltigkeit der Lageverhältnisse im Embryosack der Penäaceen und Gunneraceen ist aber, was sich auch schon aus der großen Variation der Verhältnisse bei den Penäaceen zur Genüge ergibt, nur von sekundärer Bedeutung.

Auch die Variation im Zahlenverhältnis von Antipoden und Polkernen, die zum Teil als eine Folge der Lagerung aufzufassen ist, stellt kein Moment von prinzipiellem Wert, wenn auch immerhin von systematischer Bedeutung dar. Die chalazale Anhäufung von Kernen, wie sie bei den Guneraceen in der Ausbildung von sieben Polkernen und sechs Antipoden in Erscheinung tritt, läßt sich aber mit der Vermehrung der Antipoden bei den Thymeläaceen auch in dem Sinne in Beziehung bringen, daß die gleiche Ursache, die in dem einen Fall gerade zu einer Vermehrung der Antipoden führt, auch die chalazale Anhäufung der Kerne begünstigen kann. Das Auftreten einer offenbaren Förderung der chalazalen Embryosackhälfte, wie sie in diesen Fällen auftritt, ist aber auch deshalb von Interesse, weil sich bei den Önotheraceen ganz im

Gegenteil eine Begünstigung der mikropylaren Tetradenzelle und innerhalb derselben auch des mikropylaren Poles findet. Welche Faktoren es jedoch sind, die das Überwiegen des betreffenden Poles bedingen, wie sich das abweichende Verhalten der Gunneraceen und Penäaceen, respektive die Lage der reifenden Makrospore und ihrer Kerne bei den Önotheraceen erklärt, läßt sich jetzt noch nicht bestimmen.

Von großem Interesse ist in diesem Zusammenhange auch das Verhalten von *Wikstroemia indica*. Wir haben hier wohl keine Ausbildung trennender Zellwände, aber eine Differenzierung des Plasmas in zwei durch einen hellen Zwischenraum getrennte zellähnliche Plasmamassen vor uns. Diese Gattung ist ferner durch den Ausfall der Reduktionsteilung ausgezeichnet, der durch eine an diesen Vorgang erinnernde Modifikation des Teilungsvorganges ersetzt ist. Strasburger hebt bereits hervor, daß zwischen dem Verhalten von *Wikstroemia* und dem Verhalten anderer apogamer Formen in mehrfacher Hinsicht eine Beziehung herrscht (109, p. 78) und bringt ferner das Verhalten dieser Formen mit eigentümlichen Ernährungsverhältnissen in Verbindung. Das Verhalten von *Wikstroemia* erhält nun durch die große Übereinstimmung im Verhalten der verwandten Formen einen Hintergrund. Da diese so abweichenden Verhältnisse bei den verwandten Formen auf günstige Ernährungsverhältnisse der sporogenen Zellen hinweisen, so ist es nicht ausgeschlossen, daß auch die Abweichungen von *Wikstroemia* als eine besondere, durch bestimmte, noch nicht geklärte Konstellationen bedingte Antwort auf günstige Ernährungsverhältnisse aufzufassen sind, insofern als der günstige Nahrungsstrom selbst die Hemmung des Teilungsvorganges veranlaßt und andererseits die parthenogenetische Weiterentwicklung auch dadurch ermöglicht, daß er gegenüber dem Befruchtungsreiz ein Äquivalent darstellt. Die gleiche Erklärung würde auch für das Verhalten der apogamen *Kompositen* und *Alchimilla*-Arten gelten, wo sich gleichfalls aus Parallelerscheinungen günstige Ernährungsverhältnisse ableiten lassen. Diese Vermutung bedarf natürlich erst der Bestätigung auf Grund anderweitiger Untersuchungen.

Dieser Vergleich der Verhältnisse bei den Myrtales läßt wohl erkennen, daß die große Heterogenität der Entwicklung nur eine scheinbare ist, daß sich die beschriebenen Fälle vielmehr unmittelbar miteinander in Beziehung setzen lassen. Wir dürften hier vielleicht stets eine Begünstigung dieser Stadien vor uns haben, die am klarsten in der Weiterentwicklung aller vier Makrosporen zu einem Embryosack oder in dem Weiterleben der drei rudimentären Makrosporen zum Ausdruck kommt. In diesen Fällen führt gerade die Entwicklungsförderung zu einer Reduktion der Entwicklung der Einzelmakrosporen, während die gleiche Entwicklungsförderung bei den Thymeläaceen, wo sie erst zu einem etwas späteren Zeitpunkt zur vollen Wirkung gelangt, eine bedeutende Vermehrung der Antipoden hervorrufen kann.

Ein Vergleich der *Kompositen* bezüglich der im vorliegenden Vergleich behandelten Merkmale ist deshalb von großem Interesse, weil wir es hier mit einer sehr jungen Familie zu tun haben, bei der sich daher noch eine ganz besondere Bewegung und Mannigfaltigkeit der Verhältnisse findet. Holmgren hat bereits darauf hingewiesen (50, p. 18), daß »die Kompositen unter den Angiospermen diejenige Familie zu sein scheinen, welche die meisten Variationen in der Embryosackentwicklung aufzuweisen hat«. Dieser noch fortdauernde Entwicklungszustand zeigt sich aber nicht nur in dem Verhalten der Familie als Ganzem, sondern auch in dem Verhalten ein und derselben Gattung. Auch hier treten verschiedene Modifikationen nebeneinander auf. Es ist hier daher noch öfters wie sonst möglich, gleichsam in die mechanische Werkstatt des Geschehens Einblick zu nehmen. Trotzdem soll hier von einer ausführlichen Darstellung der Familie abgesehen werden, da eine Ableitung der Typen von anderer Seite (50, p. 182) angekündigt wurde. Ich will mich nur darauf beschränken, einige für meine Betrachtung wichtige Momente herauszuheben und mich aus diesem Grunde auch damit begnügen, meine Belege nur der neuen Literatur der Kompositen zu entnehmen.

Ein Vergleich der ersten Entwicklungsstadien ergibt, daß bei den Kompositen in einigen Fällen eine Vermehrung des Archespors auftritt. Eine solche Vermehrung auf zwei bis

vier Zellen ist von Holmgren für *Anthemis* beschrieben (50, p. 172), sie wurde von Palm bei *Chrysanthemum leucanthemum*, wo sie bereits festgestellt worden war, bestätigt (88, p. 449), in maximaler Entwicklung aber von Palm bei *Aster Patersonii* und *Pyrethrum corymbosum* beschrieben (89, p. 131 und 159). Hierbei ist zu bemerken, daß die Formen mit sechzehnkernigen Embryosäcken sich auch bei den Compositen nicht unter den in dieser Hinsicht geförderten Gattungen befinden. Ein Vergleich ergibt jedoch, daß das Auftreten einer besonderen Makrosporenentwicklung bei den Kompositen auch sonst nicht an eine Vermehrung des Archespors gebunden erscheint. Bei einer ganzen Reihe von Formen mit einzelligem Archespor ist nämlich eine vermehrte Entwicklungsfähigkeit der Makrosporen beschrieben worden. Hierher gehört z. B. *Senecio vulgaris*, wo Winge (118, p. 1) ein einziges Archespor feststellte, ferner *Emilia sagitata* und *Bellis perennis*, wo Palm (89, p. 85 und 95) nur eine einzige Archesporzelle beobachtet hat. Es ist daher nicht möglich, die Zunahme der Entwicklungsfähigkeit der Makrosporen bei den Kompositen als eine Konsequenz der Begünstigung des Archespors aufzufassen. Beide scheinen vielmehr als Parallelerscheinungen durch die gleiche Ursache hervorgerufen zu sein, indem sowohl die Vermehrung des Archespors als auch die Begünstigung der Makrosporen durch eine relative Steigerung der Nahrungszufuhr hervorgerufen werden. Diese Steigerung tritt jedoch zu verschiedenem Zeitpunkte ein und bewirkt in dem einen Fall nur mehr die Förderung der Makrosporen, in dem anderen auch noch eine Vermehrung des Archespors selbst. Dieser Fall scheint auch häufig mit einer ganz besonderen Vermehrung verbunden zu sein, so daß hier die Ausdehnung des Zeitraumes, wie sie in der Mitbegünstigung eines früheren Stadiums der Bildung des Archespors zum Ausdruck kommt, auch einer besonderen quantitativen Vermehrung parallel gehen dürfte.

Diese Begünstigung der Makrosporen kommt bei den Kompositen auf verschiedene Weise zum Ausdruck. Es finden sich hier Formen, bei welchen sämtliche Makrosporen eine gesteigerte Entwicklungsfähigkeit aufweisen, die oberste

aber endlich doch die Vorherrschaft gewinnt und einen Embryosack entwickelt, der über den drei unteren, weiter bestehenden Makrosporen zu liegen kommt (118, p. 246). Die Förderung dieser untersten Makrospore findet aber außer in ihrer Lebensdauer (*Senecio vulgaris*, 118, p. 247; *Aster Novae-Angliae*, 87, p. 6; *Solidago*, 87, p. 14) auch darin ihren Ausdruck, daß sie Kern- und Zellteilungen aufweisen können. Auf die Konkurrenz mit diesen persistierenden Makrosporen ist es nun aber zurückzuführen, daß in dem reifenden Embryosack nur vier Kerne zur Entwicklung gelangen. Auf diese kausal-mechanische Beziehung zwischen Antipoden und Makrosporen hat Palm (87, p. 105) bereits hingewiesen. In dem Verhalten von *Aster Novae Angliae* haben wir sogar gleichsam ein lebendiges Dokument für diese Korrelation vor Augen. Hier finden sich Fälle, wo die unterste Makrospore zur Ausbildung gelangt und sich in einen normalen achtkernigen Embryosack verwandelt (87, p. 105); es finden sich hier aber neben anderen auch Fälle, wo die oberste Makrospore zum Embryosack auswachsen und infolge der Konkurrenz mit den unteren fortbestehenden Schwesterzellen eine Reduktion ihrer Kernzahl auf vier aufweisen kann.

Daß bei den Kompositen eine Förderung dieser Stadien auftritt, dürfte aber nicht nur in der tatsächlichen Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen, sondern auch schon in dem Fluktuieren der Lage derjenigen Makrospore zum Ausdruck kommen, die endlich zur Weiterentwicklung gelangt. Diese Lage ist nun bei den Kompositen ganz und gar wechselnd. Entweder kann wie bei *Cirsium arvense* und *Dahlia coronata* (88, p. 448) die chalazale Makrospore oder wie bei *Chrysanthemum leucanthemum* (89, p. 84) eine der beiden mittlersten oder endlich, wie z. B. bei *Senecio* (118, p. 246), die oberste Makrospore eine Weiterentwicklung erfahren. In diesem Fluktuieren dürfte aber wohl auch selbst schon eine gesteigerte Entwicklungsfähigkeit aller Makrosporen in dem Sinne zum Ausdruck kommen, daß bei vorhandener Fähigkeit kleine Schwankungen der Verhältnisse hinreichen, um die Entwicklung der einen oder der anderen Makrospore zu beschleunigen und sie hierdurch den anderen

gegenüber zu begünstigen. Daß es so häufig die oberste Makrospore ist, bedarf dann allerdings, wie bereits von Holmgren (50, p. 175) betont, noch immer der Erklärung.

Die Begünstigung dieser Stadien kommt aber ferner nicht nur darin zum Ausdruck, daß sich mehrere Makrosporen bis zu einer gewissen Stufe entwickeln, sondern auch darin, daß endlich mehrere reife Embryosäcke zur Ausbildung gelangen. Solche sind von Holmgren für *Anthemis* (50, p. 175) beschrieben worden; sie wurden von Palm auch bei *Emilia Sagitata* festgestellt, indem er (89, p. 99) betont, daß zwei »sogleich so weit und so ebenbürtig entwickelte Embryosäcke sich sonst vor allem bei den Amentiferen und Rosaceen finden.« Jedesfalls erscheint es aber auffällig und dürfte vielleicht von prinzipieller Bedeutung sein, daß es bei den Kompositen im Verhältnis zu der großen Förderung der Makrosporen nur ganz selten zur Ausbildung mehrerer Embryosäcke kommt. Dies ist aber aus dem Bau des Nucellus ohne weiteres verständlich. Wir haben es hier nur selten mit einer Vermehrung des Nucellargewebes zu tun, auch nur relativ selten mit einer Vermehrung des Archespors. Und auch dort, wo sich wirklich eine Vermehrung des Archespors findet, können die Zellen, wie z. B. bei *Anthemis tinctoria* (50, Abb. 5, 6) so gelagert sein, daß sie den fördernden Einflüssen gegenüber ungleich aufnahmefähig erscheinen. In diesem Fall kann es leichter dazu kommen, daß eine von beiden die Oberhand gewinnt. Die Bedingungen werden hier der Ausbildung zweier Embryosäcke weniger günstig sein, während die Zellen bei paralleler Orientierung wie in Abbildung 7 für eine gleichartige Weiterentwicklung in je einen Embryosack bessere Voraussetzungen finden. Diese Vermutung bedarf jedoch der Nachprüfung.

In den genannten Modifikationen, die sich in der Entwicklung des Embryosackes feststellen lassen, kommt die Begünstigung dieser Stadien klar zum Ausdruck. Demgegenüber finden sich jedoch auch Fälle, bei welchen wir es mit einer Reduktion der Makrosporenzahl zu tun haben. Es steht aber noch die Frage offen, ob diese Fälle, die fast alle durch eine ganz besondere Modifikation des Teilungsvorganges

ausgezeichnet sind, sich nicht auch als Hemmungen erklären lassen, die durch günstige Ernährungsbedingungen hervorgerufen sind. Bei *Chondrilla juncea* hat Rosenberg (98, p. 918), bei *Taraxacum Jucl* (66, p. 3) festgestellt, daß »die Tetradenteilung auf eine einzige Kern- und Zellteilung reduziert ist, daß diese Kernteilung in ihren Prophasen eine auffallende Ähnlichkeit mit der heterotypischen Teilungsform aufweist, daß aber trotzdem wahrscheinlich keine Chromosomenreduktion stattfindet.« Etwas ähnliches ist von Rosenberg für *Hieracium excellens* beschrieben worden (93, p. 156). Hier findet zumeist eine normale Tetradenbildung auf Grund von Reduktionsteilung statt, aber »in some rare instances I have found, that something like the case which Juel has described for *Taraxacum* has taken place, i. e. there is only one division of the Embryosacmothercell and with an unreduced number of chromosomes.« Daß wir es hier mit einem Vorgang zu tun haben, der sich durch Reduktion erklären läßt, dürfte schon deshalb unwahrscheinlich sein, weil der vorhandene Nahrungsstrom bei dieser Spezies sogar dazu ausreicht, aposporische Embryosäcke zur Entwicklung zu bringen. Noch weiter geht diese scheinbare Reduktion aber bei *Antennaria alpina*, wo »bei Entwicklung des Embryosackes keine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet« (65, p. 36), sondern die Makrosporenmutterzellen selbst sich zum Embryosack entwickeln (65, p. 35). Diese Form ist aber durch ein mächtiges Antipodengewebe ausgezeichnet (65, p. 22), wodurch sie an *Piper* erinnert, so daß man auch in Anbetracht dieser Förderung nicht ohne weiteres an eine Reduktion der benachbarten Stadien denken möchte. Auch mit Rücksicht auf die sonst so häufigen besonderen Förderungen, welche die Stadien der Makrosporenbildung in der Samenanlage der Kompositen aufweisen, dürfte man nicht geneigt sein, diesen Vorgang einfach als Reduktion zu deuten. Es drängt sich hier ebenso wie bei den Urticales die Frage auf, ob nicht gerade eine Förderung der Nahrungszufuhr die Ursache dieser merkwürdigen Hemmung der Reduktionsteilung darstellt, die hier in so verschiedenen Stufen auftritt. Auf diese Weise würde sich das Vorkommen der Parthenogenese auch hier ohne

Beziehung eines teleologischen Elementes befriedigend erklären lassen, indem günstige Ernährungsbedingungen durch die Hemmung der Reduktionsteilung cytologisch die Möglichkeit der somatischen Parthenogenese, außerdem aber auch noch in dem Sinne die notwendigen Bedingungen schaffen, daß sie die Wirkung des Pollenschlauches ersetzen. Ebenso wie bei den Urticales *Elatostema acuminatum* gegenüber *Elatostema sessile* als ursprünglich erscheint, muß hier der Fall *Antennaria* gegenüber *Taraxacum* als abgeleitet erscheinen. Diese andeutungsweise gegebene Erklärung ist aber hier wie dort noch nicht viel mehr als eine Problemstellung.

Bei den Kompositen findet sich aber noch eine eigentümliche Modifikation der direkten Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack. Dieselbe wurde von Holmgren bei *Anthemis* beobachtet. Hier werden auf Grund von Reduktionsteilung »vier Tetradenkerne gebildet, zwischen denen keine Wände... zu finden sind und die von vorneherein einen Unterschied der Größe zeigen und deren oberster allein den Embryosack liefert« (50, p. 173). Auch hier scheinen wir es jedoch nicht mit einem direkten Reduktionsvorgang zu tun zu haben, da sich gerade bei dieser Form eine Vermehrung des Archespors und sogar eine vermehrte Zahl fertiger Embryosäcke findet.

Daß bei den Kompositen eine Förderung dieser Stadien auftritt, kommt auch in dem Verhalten der Antipoden zum Ausdruck. Bei oberflächlicher Betrachtung scheint dies jedoch nicht der Fall zu sein, man gewinnt vielmehr den Eindruck, daß sich bei dieser Familie, was die Ausbildung dieser Elemente betrifft, ganz verschiedenartige Verhältnisse finden. Wie bereits erwähnt, tritt bei *Senecio vulgaris*, *Solidago serotina* und in bestimmten Fällen bei *Aster Novae Angliae* eine vollkommene Unterdrückung der Antipoden auf, oder es gelangt bloß ein Antipodenkern zur Ausbildung. Diese Rückbildung ist aber direkt durch die Konkurrenz der überlebenden Tetradenzellen zu erklären. Eine weniger weitgehende Rückbildung findet sich dagegen im oberen Embryosack von *Emilia* und ist hier auf die Einwirkung des chalazalen Embryosackes zurückzuführen (89, p. 107). Eine entsprechende Rückbildung der

Antipoden finden sich auch bei *Dahlia coronata* (89, p. 178) und dürfte sich hier durch die Wirkung angrenzender geförderter Nucellarzellen erklären. In all diesen Fällen haben wir es mit einer sekundären Reduktion in dem Sinne zu tun, daß gerade eine Förderung benachbarter Elemente diese Rückbildung hervorruft, nicht aber mit einer absoluten Reduktion des diesen Geweben zugänglichen Nahrungsstroms. Außer diesen Fällen schwächerer Antipodenbildung tritt aber bei den Kompositen neben dem normalen achtkernigen Embryosack auch eine Förderung dieser Zellen auf. Diese Förderung kommt entweder wie z. B. bei *Cirsium arvense* und *Aster Novae Belgiae* (88, p. 448) nur in einer fakultativen Zweikernigkeit der Antipoden zum Ausdruck, sie kann aber auch wie bei *Antennaria dioica* und *alpina*, ferner auch bei *Bellis perennis* zur Ausbildung eines parenchymatischen Antipodengewebes führen (65, p. 18, 22; 89, p. 87).

Wenn auch die bisherige Beschreibung der antipodalen Eizellen bei den Kompositen nach den neueren Untersuchungen eine Fehldeutung darstellen soll (18, p. 247; 87, p. 8), so erscheint es doch leicht möglich, daß innerhalb dieses Verwandtschaftskreises analog dem Verhalten von *Ulmus* eine solche Weiterentwicklung der Antipoden trotzdem auftreten kann. Jedesfalls ergibt aber ein Vergleich, daß in Fällen, wo die unterste Makrospore sich zum Embryosack entwickelt oder wo die Makrosporenmutterzelle sich direkt in den Embryosack verwandelt, eine Förderung der Antipodenregion auftreten kann, da eine Steigerung des Nahrungsstromes dann vor allen Dingen diesen Zellen zugute kommt. Auf diese Weise würde sich die scheinbare Heterogenität der Verhältnisse bei den Kompositen ungezwungen erklären.

Wir haben es hier mit einer Förderung zu tun. Tritt diese Förderung in einem früheren Stadium ein, so kann sie eine Weiterentwicklung sämtlicher Makrosporen hervorrufen und gerade durch dieses Fortbestehen der drei chalazalen Makrosporen indirekt zu einer Rückbildung der Antipoden führen. Unter anderen Umständen kommt diese Begünstigung eben direkt den Antipoden zugute und bewirkt ihre außergewöhnliche Entwicklung. Auf diese Weise führen die gleichen

Ursachen infolge etwas verschiedener Konstellation zu ganz verschiedenen morphologischen Resultaten, die auf den ersten Blick als heterogene Entwicklungsverhältnisse erscheinen.

Die Begünstigung dieser Stadien kommt aber ferner auch in der besonderen Entwicklung der Nucellarzellen zum Ausdruck. Eine solche Förderung von Nucellarzellen wurde von Palm am chalazalen Ende des Embryosackes von *Dahlia coronata* beschrieben (89, p. 179). Hier gewinnt der typische Embryosack jedoch die Oberhand, die Förderung der Nucellarzellen kann daher nur eine Reduktion der Antipoden bewirken. Eine viel weiter gehende Entwicklung von Nucellarzellen zeigen *Hieratium flagellare*, *excellens* und *aurantiacum* (93, p. 159). Der Fall von *Aster sibiricus* (87, p. 13) erscheint dagegen noch nicht genügend geklärt. Bei all diesen Fällen sind es Nucellarzellen, die sich zu aposporischen Embryosäcken entwickeln. Daß Nucellarzellen zu Embryosäcken auswachsen können, ist ja nicht verwunderlich. Wir haben ja bei den Kompositen auch sonst vielfach eine Vermehrung des Archespors kennen gelernt, eine Erscheinung, die ja nur einer Förderung des Nucellus zu einem ganz bestimmten Zeitpunkt entspricht. Auffallend ist bei diesen Fällen jedoch, daß hier eine bereits entwickelte normale Tetrade hierbei verdrängt wird, indem ein diploider Embryosack an Stelle des haploiden tritt. Eine solche Ausbildung aposporischer diploider Embryosäcke wurde bei *Hieratium flagellare* (93, p. 157), bei *H. aurantiacum* (p. 164) und bei *H. excellens* (p. 55) von Rosenberg festgestellt. Die Lage dieser aposporischen Embryosäcke ist sehr wechselnd. »Often this cell was situated behind the tetrad row..., but also further away in the chalaza region« (93, p. 156). Entweder können sich beide, der typische und der aposporische zu normalen Embryosäcken entwickeln (93, Abb. 32, Taf. 2) oder »the tetrad was destroyed in a stage when the embryosac-cell has not yet begun to divide« (93, p. 157) oder »all intermediate stages between complete destruction of the typical embryosacs and the complete development of both embryosacs can be seen«. *Hieratium* reiht sich daher in dieser Hinsicht den anderen Formen an, welche zwei Embryosäcke zur Ausbildung bringen, nur haben wir

es hier zum Unterschied zu jenen Fällen mit zwei verschiedenwertigen Embryosäcken, einem typischen und einem aposporischen, zu tun. Dieses Verhalten schließt auch hier zwei Entwicklungsvorgänge in sich ein, nämlich eine Rückbildung, wie sie in der Unterdrückung der Tetrade und eine Förderung, wie sie in der Weiterentwicklung einer Nucellarzelle zum Ausdruck gelangt. Das Vorkommen von zwei vollständigen Embryosäcken, d. h. also, das Auftreten einer Vermehrung ohne einer Rückbildung würde aber dafür sprechen, daß wir es hier in den anderen Fällen eher mit einer absoluten Begünstigung und einer etwa durch die Begünstigung bedingten sekundären Reduktion zu tun haben. Daß diese Aktivierung von Nucellarzellen einer Förderung dieser Stadien entspricht, ergibt sich auch schon aus der Überlegung, daß zwischen einer Vermehrung des Archespors, die wohl einer Förderung entspricht, und der Ausbildung aposporischer Embryosäcke vor allem ein temporärer Unterschied besteht, indem der Nucellus in dem einen Fall zu einem früheren Zeitpunkt eine vermehrte Entwicklung zeigt, während diese Entwicklung in dem anderen Falle etwas verspätet auftritt. Wäre diese Weiterentwicklung dieser Nucellarzellen nur etwas früher erfolgt, so hätten wir von einer Vermehrung des Archespors und einer Parthenogenesis gesprochen. Daß diese Aposporie einer Begünstigung dieser Stadien entspricht, kommt aber vor allem auch darin zum Ausdruck, daß sie bisher nach Rosenberg (93, p. 166) ausschließlich bei Rosaceen, Urticaceen und Kompositen aufgefunden wurde. Daß die beiden letztgenannten Formenkreise eine Begünstigung dieser Stadien aufweisen, habe ich hier zu beweisen versucht. Daß das Gleiche auch für die Rosaceen gilt, kommt wohl in der Vermehrung des Archespors, in der häufigen Ausbildung zahlreicher Embryosäcke, in der Entwicklungsfähigkeit mehrerer Makrosporen, respektive in dem Fluktuieren der Lage der zur Reife gelangenden Makrospore, dem außerordentlichen Längenwachstum des Embryosackes und seiner haustoriellen Entwicklung zum Ausdruck. All dies spricht wohl dafür, daß die Aposporie der Kompositen als Ausdruck der Entwicklungsförderung dieser Stadien zu betrachten ist.

Von Interesse erscheint es auch, daß bei den Kompositen, was die Aktivierung von Nucellarzellen betrifft, eine ganze Stufenfolge zur Ausbildung gelangt. Bei *Dahlia*, wo das kausalmechanische Verhältnis von Embryosack und Nucellarzellen noch klar zum Ausdruck kommt, geht die Makrospore mit bloß geringer Reduktion noch selbst aus dem Konkurrenzkampf hervor. Außerdem finden sich bei Hieratien aber auch Fälle, wo beide Elemente sich als gleich stark erweisen und wo daher ein haploider und ein diploider Embryosack zur Entwicklung kommt, ferner aber auch Fälle, wo die Tetrade vollkommen unterliegt und nur ein Embryosack aus der Nucellarzelle zur Ausbildung gelangt. Die Rückbildung der fertigen Tetrade, respektive das Überwiegen einer Nucellarzelle so wechselnder Lage, ist aber noch der Erklärung bedürftig.

Neben der Aposporie findet sich bei den Kompositen auch sehr häufig somatische Parthenogenesis. Dieselbe wurde z. B. mit Sicherheit (Winkler, 121, p. 370) außer bei *Antennaria alpina* auch bei *Antennaria fallax* und *neodioica*, ferner bei *Taraxacum* und *Hieratium*-Arten festgestellt. Rosenberg hat auch schon auf das Parallelauftreten zweier verschiedener Formen von Apogamie bei den Kompositen hingewiesen. Ein solcher Parallelismus findet sich ja auch bei den Urticales und Rosaceen. Wenn dieser Parallelismus von Aposporie und Parthenogenesis nun nicht bloß scheinbar, sondern wenn er tatsächlich vorhanden ist und als notwendig erscheint, so ergibt sich die Frage, auf welche Weise er sich erklären läßt. Juel hat in seiner *Antennaria*-Arbeit bereits darauf hingewiesen, daß die somatische Parthenogenesis nur einen Spezialfall der Aposporie darstellt. Es wäre aber sehr wünschenswert, ihr Verhältnis kausal zu erfassen. Es ist nun wohl möglich, daß die Hemmung, welche den Ausfall der Reduktionsteilung bedingt, auf die gleiche Ursache zurückzuführen ist, die später eine Weiterentwicklung der diploiden Makrosporen ermöglicht und daß diese gleiche Ursache auch die Entstehung und Weiterentwicklung des aposporischen Embryosackes veranlaßt. Es wäre aber auch möglich, daß die Beziehung nicht so weit geht, daß die gleiche Ursache nur

eine Weiterentwicklung der diploiden Makrospore und der diploiden Nucellarzelle bewirkt. Wenn sich überhaupt die Vermutung bestätigen sollte, daß dieselbe Ursache, die sonst die Begünstigung der benachbarten Stadien bedingt, auch den hemmenden Faktor bei der Teilung der parthenogenetischen Embryosäcke bilden kann, so bedeutet das Auftreten der Parthenogenesis jedenfalls auch hier eine Förderung dieser Stadien.

Dieses Parallelauftreten verschiedener Formen von Apogamie bei den Kompositen veranlaßte Rosenberg zu einer Hypothese bezüglich ihrer Entwicklungsfolge. Er kommt (93, p. 164) zu dem Resultate, daß *Hieratium* die primitivste Form von Apogamie zeigt »or in other words, that this genus has become apogamic only at a later period; in almost all ovules typical embryosac tetrads are formed, and besides in several ovules a vegetative cell becomes the embryosac. Only in very rare cases the typical embryosac-mothercell is divided with the unreduced number of chromosomes. . . In *Hieratium excellens*. . . the reduction process is irregular. . . *Taraxacum* shows the next step where the union of chromosomes in the synapsis not at all take place and the division of the embryosac-mothercell is of pure vegetative nature. . . Perhaps this division corresponds to the second in the reduction division and this case can be considered to be a sort of atavismus. . . From this stage it is not far to the embryosac form in *Antennaria alpina* in which the embryosac-mothercell becomes directly the embryosac«. Wenn sich die Behauptung nun bestätigen würde, daß die gleiche Ursache, z. B. eine verstärkte Nahrungszufuhr, welche die Förderung der Nucellarzellen veranlaßt, auch die Hemmung der Reduktionsteilung bedingt, so ließen sich diese verschiedenen Fälle teilweise dadurch erklären, daß diese Förderung zu verschiedenem Zeitpunkt eintritt. Wenn sie zu einem früheren Zeitpunkt erfolgt, so könnte sie wie bei *Antennaria* die Reduktionsteilung vollkommen hemmen, wenn sie etwas später eintritt, können zwar noch die ersten Stadien der Reduktionsteilung auftreten, die Hemmung verhindert aber ihre Anaphase, wenn sie noch später eintritt, vermag sie wohl den normalen Verlauf der

Tetradenteilung nicht zu beeinträchtigen, kann aber durch die Förderung der Nucellarzellen die weiteren Vorgänge beeinflussen. Eine vergleichende systematisch-embryologische Untersuchung der Kompositen würde aber erst ergeben müssen, ob diese Verschiebung des Eintrittes der Entwicklungsförderung einer bestimmten Regel folgt, ob ihr früheres Eintreten im Sinne Rosenberg's stets der Ausdruck größerer Ursprünglichkeit ist. Jedesfalls erscheint aber dieser Parallelismus von Aposporie und Parthenogenesis bei verschiedenen Familien so auffallend, daß man die Schlußfolge wohl kaum gänzlich abweisen kann, daß beide auf die gleiche Ursache zurückzuführen sind. Wenn es nun aber auch erwiesen zu sein scheint, daß die Aposporie Ausdruck einer Förderung ist, so erübrigt doch noch der Beweis, daß der hemmende Faktor, der bei Parthenogenesis die Diploidie veranlaßt, gerade in dem Auftreten eines Momentes zu sehen ist, das sonst die Förderung benachbarter Stadien bedingt. Sollte sich dies aber bestätigen, so würde auch die Parthenogenesis der Kompositen einen Beweis der Förderung dieser Stadien darstellen.

Als Ausdruck einer analogen Entwicklungsförderung möchte ich nun auch den sechzehnkernigen Embryosack der Kompositen auffassen. Ein solcher wurde bisher nur bei *Pyrethrum* und *Tanacetum* beschrieben (88). Bei *Pyrethrum* verwandelt sich die Makrosporenmutterzelle direkt in den Embryosack, wobei alle vier Makrosporenkerne einer doppelten Teilung unterworfen sind. Entsprechend dem Verhalten der Formen, welche vier getrennte Makrosporen großer Lebensfähigkeit zur Entwicklung bringen und bei welchen die mikropylare, den Embryosack liefernde, infolge Konkurrenz der basalen nur vier Kerne aufweist, liefert auch hier jede Makrospore bloß vier Kerne. Auf diese Weise gehen aus vier Makrosporen statt zweiunddreißig nur sechzehn Kerne hervor. Wir haben also auch hier einen Fall durch Förderung bedingter Reduktion vor uns. Palm weist in seiner Untersuchung darauf hin (88, p. 453), daß es sehr wohl möglich sei, den sechzehnkernigen Embryosack von *Pyrethrum* als einen achtkernigen aufzufassen, der aus den

beiden oberen Megasporen hervorgegangen ist, will jedoch von dieser Deutung deshalb absehen, weil »sämtliche Tetradenkerne mit ihren Abkömmlingen konstant in der morphologischen Organisation des Gametophyten in Anspruch genommen werden« (p. 178). In diesem Zusammenhange ist es aber jedesfalls von Interesse zu sehen, daß dieser sechzehnkernige Embryosack nebst dem Eiapparat und den Polkernen noch neun physiologische Antipoden umfaßt. Zwecks Klärung der Entwicklungsmechanik wäre es von Wert zu sehen, ob bei *Pyrethrum corymbosum* in den Fällen, wo ein reifer Embryosack, was nach Palm (89, p. 162) zu den Ausnahmen gehört, zur Entwicklung gelangt, ein sechzehnkerniger Embryosack auftritt oder ob, wie man vermuten möchte, infolge der starken Konkurrenz des zahlreichen Archespors (89, p. 159) nur ein reduzierter Embryosack zur Ausbildung kommen. Jedesfalls dürfte aber das Auftreten eines besonders starken Archespors bei einer *Pyrethrum*-Art die Behauptung stützen, daß der sechzehnkernige Embryosack von *Pyrethrum parthenifolium* einer Vermehrung dieser Stadien entspricht. *Tanacetum* ist in diesem Zusammenhang von großem Interesse; bei dieser Form tritt nach Palm neben dem sechzehnkernigen auch ein zwölfkerniger (89, 152) und ein vierzehnkerniger Embryosack auf. Palm fügt auch seiner Beschreibung hinzu, daß dieser Fall von Wichtigkeit sei, weil er einen Indikator des Weges darstellt, auf dem der sechzehnkernige Embryosack von *Pyrethrum* entstanden ist. Er will aber in *Tanacetum* (89, p. 157) »weil die untere Megaspore der Tetrade sich ohne Gesetzmäßigkeit im Verbande entwickelt, nur die Nachahmung eines sechzehnkernigen Embryosackes vor sich sehen.« Für mich erscheint dieser Fall dagegen auch deshalb von Bedeutung, weil er zeigt, daß eine Abgrenzung des sechzehnkernigen Embryosackes als eines Typus, auch selbst was die Zahl der Kerne anbelangt, willkürlich ist, ausschließlich einer Erleichterung der Übersicht, deskriptiven Zwecken dienen kann, daß dieser sogenannte Typus selbst aber in Wahrheit eine Reihe verschiedener Zwischenstufen umfaßt. Da der sechzehnkernige Embryosack der Kompositen nur als ein spezieller Fall der Begünstigung dieser Stadien erscheint, so

ist es verständlich, daß dieser Grad der Begünstigung nicht immer derselbe ist. Trotzdem erscheint es aber gewiß auffallend und der Erklärung bedürftig, daß diese Übergangsstufen zwischen dem sechzehnkernigen Embryosack und den anderen Typen sonst bei Formen mit sechzehnkernigen Embryosäcken noch nicht beobachtet worden sind. Für eine Klärung und Ableitung der Embryosackverhältnisse bei den Kompositen dürfte es ferner auch von Bedeutung sein, daß es bei *Tanacetum* entsprechend der so häufigen Begünstigung der mikropylaren Makrospore dieser Familie, dort wo der Nahrungsstrom für eine doppelte Teilung aller Makrosporen ausreicht, die beiden obersten Makrosporenkerne sind, die eine größere Teilungszahl aufweisen.

Wenn wir nun der Frage nähertreten wollen, welche Beziehung zwischen dem sechzehnkernigen Embryosack und den anderen Embryosacktypen der Kompositen besteht, so müssen wir unsere Aufmerksamkeit auch hier vor allem auf drei Punkte richten. Der sechzehnkernige Embryosack erscheint wieder vor allem durch den Ausfall der Wandbildung, ferner durch die Weiterentwicklung einer größeren Anzahl von Megasporen und endlich durch die Reduktion der Kernzahl jeder einzelnen Megaspore gekennzeichnet. Zum Unterschied zu den anderen Fällen gleicher Modifikation findet sich bei *Tanacetum* jedoch eine fakultative Makrosporenbildung und eine Variation in der Kernzahl. Nun kann man bezüglich der Beziehungen zwischen der Zahl der eine Weiterentwicklung aufweisenden Makrosporen und ihrer Teilungszahl ganz verschiedener Auffassung sein. Man kann im Sinne Palm's behaupten (89, p. 238), daß die Anzahl der Makrosporen gewissermaßen zufällig sei, daß zwischen ihr und den anderen Modifikationen des Embryosackes kein notwendiger Zusammenhang besteht und daß ausschließlich die Zahl der Teilungen, die jede einzelne aufweist, von systematischem Werte sei. Man kann aber auch im Gegensatz zu dieser Schlußfolgerung behaupten, daß diese Förderung eine Weiterentwicklung aller vier Makrosporen veranlaßt, deren gleichartiges Verhalten durch den Ausfall der Wandbildung begünstigt ist und daß gerade die hiedurch bedingte erhöhte

Konkurrenz eine Ursache der Reduktion in der Teilungszahl jeder einzelnen darstellt.

Wenn wir nun zuerst das Merkmal des Ausfallens der Wandbildung an und für sich betrachten, so finden wir, daß es bei verschiedenen Vertretern der Kompositen auftritt. Unter anderem ist dies auch dort der Fall, wo sich eine ganz besondere Vermehrung der Teilung des Archespors findet, außerdem bei einer Form, die eine Förderung des Antipodengewebes zeigt. Es wäre nun von Wichtigkeit zu entscheiden, ob dieser Ausfall der Wandbildung selbst einen Ausdruck der Reduktion darstellt oder ob hier vielleicht gerade eine Förderung der Nahrungszufuhr, die eine Vermehrung von Archespor und Antipoden hervorruft, den Ausfall der Wandbildung bedingt. Diese Frage muß auf Grund anderer Gesichtspunkte entschieden werden. In manchen Fällen soll jedoch der Ausfall der Makrosporenwände bei den Kompositen auf den Ausfall der Reduktionsteilung zurückgeführt werden. Es wäre nun auch von großem Interesse zu sehen, wie weit man gerade in einer verstärkten Nahrungszufuhr die Ursache der Entwicklungshemmung sehen kann. Wenn sich diese Vermutung bestätigen sollte, so würden diese beiden Hemmungen, der Ausfall der Reduktionsteilung, respektive der Ausfall der Wandbildung sich von den anderen Reduktionen bei den hier betrachteten Kompositen vor allem dadurch unterscheiden, daß sie direkte, durch die Begünstigung hervorgerufene Hemmungen und nicht sekundäre durch die Förderung des vorhergehenden Stadiums bedingte indirekte Hemmungen darstellen.

Außer durch diesen Ausfall der Wandbildung wird der sechzehnkernige Embryosack ferner auch durch die Simultanität der Kernteilung charakterisiert. Palm hat schon darauf hingewiesen (89, p. 156), daß zwischen dieser Simultanität der Kernteilung und dem Ausfall der Wandbildung eine Beziehung besteht, indem bei Ausfall der Wandbildung »alle Kerne in einer gemeinsamen Plasmamasse liegen und also kein Hindernis in Form einer Wand der Fortleitung des Reizes zur Teilung im Wege steht«. Dieser Faktor, das Ausfallen der Trennungswand, ist aber nur ein Teilfaktor, der nur dann zur Wirkung kommt, wenn auch sonst eine Neigung zur Entwicklung

sämtlicher Makrosporen vorhanden ist. In diesem Fall wird er die Gleichartigkeit der Entwicklung unterstützen. Daß er selbst aber kein auslösendes Moment ist, geht schon daraus zur Genüge hervor, daß bei *Anthemis*, beispielsweise trotz Ausfallens der Wandbildung ein solcher Ausgleich nicht stattfindet. Daß wir es jedoch beim sechzehnkernigen Embryosack der Kompositen mit einer Neigung zur gleichmäßigen Entwicklung aller vier Makrosporen zu tun haben, wird durch das Parallelauftreten von Formen mit vermehrter Lebensdauer der nicht zur Reife gelangenden Makrosporen und der Neigung zur gleichmäßigen Weiterentwicklung aller vier Zellen bestätigt. Diese Formen finden sich unter den hier betrachteten Kompositen verhältnismäßig häufig. Eine solche Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen stellt aber gegenüber dem Normalfall entschieden eine Begünstigung dar. Das Auftreten einer solchen Begünstigung dürfte aber, wie erwartet, auch schon in dem starken Fluktuieren der Lage der zur Entwicklung gelangenden Makrospore zum Ausdruck kommen, und zwar deshalb, weil dieses Fluktuieren sich hier zumindest dadurch erklären dürfte, daß sämtliche Makrosporen eine erhöhte Entwicklungsfähigkeit aufweisen, so daß kleine Schwankungen der Umgebung die Entwicklung der einen oder der andern auslösen kann. Die erhöhte Lebenskraft der Makrosporen kommt aber außer in der größeren Lebensdauer und der Vermehrung der Kernteilung manchmal sogar auch in einer fortgesetzten Zellbildung derjenigen Makrosporen, aus welchen der Embryosack nicht hervorgeht, zum Ausdruck. Diese Verhältnisse würden wohl dafür sprechen, daß auch das Verhalten eines sechzehnkernigen Embryosackes eine Förderung darstellt.

Die Förderung dieser Stadien kommt aber außer in dem Verhalten der Makrosporen auch in der Begünstigung der Antipoden zum Ausdruck, die eine Vermehrung ihrer Kerne oder sogar auch ihrer Zellzahl aufweisen, geradezu ein parenchymatisches Gewebe bilden können. Die Förderung drückt sich aber auch in dem Verhalten der Nucellarzellen aus, die entweder in der Nähe des Embryosackes einen Komplex plasmareicher, zweikerniger Zellen bilden oder auch reife Embryosäcke zur Entwicklung bringen können.

Außerdem finden sich bei den Kompositen in mehreren der hier betrachteten Fälle ein mehrzelliges Archespor. Hervorgehoben muß aber werden, daß der sechzehnkernige Embryosack der Kompositen bisher nicht in Verbindung mit einer Vermehrung des Archespors festgestellt wurde. Daraus ist aber nur zu ersehen, daß die Entwicklung des sechzehnkernigen Embryosackes kausalmechanisch nicht an die Vermehrung des Archespors gebunden ist.

Eine Begünstigung dieser Stadien bei den Kompositen kommt aber ferner auch in der Vermehrung der Zahl der in einem Ovulum eingeschlossenen Embryosäcke zum Ausdruck, wobei es sich um das Auftreten zweier typischer oder eines typischen und eines aposporischen Embryosackes handeln kann. Bei den hier betrachteten Formen erscheint diese Vermehrung gegenüber den Fällen gesteigerter Aktivität der Makrosporen jedoch nur selten. Es dürfte nun aber auch als wahrscheinlich anzusehen sein, daß sowohl das Auftreten von Aposporie, als auch das Vorkommen von Parthenogenese ein Ausdruck geförderter Entwicklung ist.

Alle diese Fälle erwiesener und wahrscheinlicher Begünstigung sprechen aber dafür, daß auch der sechzehnkernige Embryosack gegenüber dem Normalfall eine Förderung darstellt, da auch er aus der erneuten Entwicklung aller vier Makrosporen hervorgeht. Die Frage ist nur die, wie sich diese Verringerung der Teilungszahl erklärt, ob sie mit der Vermehrung der Makrosporenzahl in Beziehung zu setzen oder ob sie als eine direkte Reduktion anzusehen ist, die von der Zahl der vorhandenen Makrosporen ganz unabhängig erscheint. Ein Vergleich der Verhältnisse bei den hier berücksichtigten Kompositen ergibt aber eine ganze Reihe von Fällen, in welchen gerade eine Vermehrung die direkte Ursache der darauf folgenden Reduktion bildet. Wir finden hier Formen, bei denen gerade das Fortbestehen und die Weiterentwicklung von drei chalazalen Makrosporen die Ursache einer Rückbildung der Antipoden darstellt. Dieser Fall ist dem des sechzehnkernigen Embryosackes ganz analog und gibt ein klares Bild der Mechanik des Vorganges. Außer diesem finden sich jedoch noch zahlreiche andere analoge Fälle. So

ergibt sich ferner eine Reduktion der Antipoden infolge Auftretens eines zweiten, dem chalazalen Ende anliegenden Embryosackes und ebenso infolge Förderung der dem chalazalen Ende anliegenden Nucellarzellen. Eine gleichartige Reduktion infolge Förderung stellt auch der Fall dar, wo die Tetrade mancher Hieratien durch aposporische Embryosäcke verdrängt wird. Das beste Bild der Mechanik dieses Vorganges liefert aber das Verhalten von *Pyrethrum corymbosum*. Palm hat diesbezüglich darauf hingewiesen (89, p. 162), »daß es vielleicht paradoxal erscheint, aber tatsächlich so ist, daß hier durch das Vorhandensein von zuviel Embryosäcken Parthenokarpie entsteht«. Hier finden sich eine große Zahl von Archesporzellen, die zur Weiterentwicklung gelangen. Während jedoch in einem analogen Fall (89, p. 133) »der Stillstand, der durch Verschmelzungen und Spannungen der Embryosäcke untereinander ausgezeichnet ist, durch die fast explosive Entwicklung einiger der oberen miteinander konkurrierenden Embryosäcke aufgehoben wird«, während hier also einige Embryosäcke die Oberhand gewinnen und sich auf Kosten der anderen entwickeln, erlangt bei *Pyrethrum corymbosum* keine die Oberhand, es bleibt bei einem Gleichgewicht aller Makrosporen. Hier treten die Schwankungen nicht ein, die es einigen Makrosporen ermöglichen, die Oberhand zu gewinnen. Aus diesem Grunde ist es aber keiner einzigen möglich zu reifen.

Aus dem Vergleich all dieser Fälle geht aber mit Klarheit hervor, daß auch sonst bei verwandten Formen gerade eine Begünstigung dieser Stadien zu einer Reduktion der ihnen folgenden führt. Es erscheint daher wohl berechtigt, wenn man auch das Auftreten von sechzehnkernigen Embryosäcken auf eine analoge, gerade durch eine Förderung bedingte Reduktion zurückführen will.

Die *Piperales* gehören zu den Reihen, die durch eine ganz besondere Mannigfaltigkeit der hier betrachteten Stadien ausgezeichnet sind und unter diesen Modifikationen auch einen sechzehnkernigen Embryosack zur Entwicklung bringen.

Unter den Saururaceen liegen für *Saururus cernuus* Befunde vor. Hier konnte Johnson (56, p. 366) ein einzelliges

Archospor feststellen, aus dem drei Makrosporen hervorgehen, deren unterste sich zum achtkernigen Embryosack entwickelt. Die erste Teilung des Endospermkernes ist unmittelbar von der Ausbildung einer Querwand gefolgt, die den Embryosack in zwei Kammern teilt, deren untere sich haustoriell vergrößert (p. 367). Mit dieser Gattung stimmt *Houttuynia cordata* in der Ausbildung eines einzelligen Archospor überein, dessen Makrosporenmutterzelle jedoch neben der Vierzahl auch bloß eine Dreizahl von Makrosporen zur Entwicklung bringen soll. »Es scheint, . . . , daß in der Embryosackmutterzelle neben der typischen Teilung auch Reduktionsteilung vorkommt« (104, p. 143). Hieraus geht wohl hervor, daß wir es bei *Houttuynia* entweder wie bei manchen *Urticales* und *Kompositen* mit dem fakultativen Auftreten einer vegetativen Tetrade zu tun haben oder daß hier parallel mit der Ausbildung der Tetrade auch eine bisher nicht beobachtete direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack auftreten dürfte. Bei *Anemiopsis* sollen aus der Embryosackmutterzelle im Gegensatz zu den beiden anderen Gattungen nur zwei potentielle Makrosporen hervorgehen (57, p. 29). Der Embryosack ist achtkernig. Die untere der beiden ersten Endospermzellen entwickelt sich auch hier zu einem »elongated flask shaped haustorium« (57, p. 29).

Unter den *Chloranthaceae* ist bei *Hedyosmum nutans* (57, p. 29) eine einzige Archosporzelle beobachtet worden, aus welcher drei Makrosporen zur Entwicklung gelangen (p. 30). »From one of three potential megaspores a seven nucleate embryo sac is formed in which the endosperm is cellular from the outset of its development.« Dieses Endosperm soll bei *Hedyosmum (brasiliense?)* nach der Angabe F. Müller's (70, p. 66) auf parthenogenetischem Wege entstanden sein. Tischler vermutet aber (112, p. 9), »daß hier auch Ooapogamie existieren könnte, die für die nahe verwandte *Saururaceae Houttuynia* beschrieben wurde.« Bei *Chloranthus* gibt Armour das Auftreten einer »sporogenous mass« an (2, p. 51), obwohl die Abbildungen auf Taf. 4 es noch als fraglich erscheinen lassen, ob man hier nicht doch nur von einem einzelligen Archospor sprechen sollte. »After the embryo sac-mothercell has

attained its full length, it undergoes division by approximately transverse walls and forms a row of four cells usually only one develop further and becomes the single embryo-sac. Its position in the row is by no means constant. There was no indication of more than one sporogenous cell undergoing »tetrad« division. Several cases have however, been observed in which two young embryo-sacs were present. These had evidently arisen by the simultaneous development of two adjacent segments of the mother-cell« (1, p. 51). Der Embryosack enthält bei seiner Reife acht Kerne.

Unter den Piperaceen sind mehrere Vertreter der Gattung *Piper* untersucht worden. Bei *Piper medium* konnte Johnson (58, p. 323) feststellen, daß »the single definite archesporial cell becomes a megaspore directly, without further division«. Der Embryosack ist achtkernig »the distinct antipodals... seem never to increase in number nor greatly in size, but persist ... even in the ripe seed«. Die gleichen Verhältnisse sind auch für *Piper aduncum* beschrieben worden (58, p. 321). Eine direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack findet sich auch bei *Piper tuberculatum* (32, p. 156). »There divisions are not followed by walls, even evanescent ones.« Der Embryosack enthält hier drei Antipoden. Bei *Piper subpeltatum*, wo Häuser einen typischen Phragmoplasten, »niemals jedoch in den geeigneten Stadien eine Zellplatte beobachten konnte« (46, p. 134), hat Palm (89, p. 42) »eine den *Piper*-Arten sonst nicht gewöhnliche Dimension« des Kernes der Embryosackmutterzelle und Reduktionsteilung festgestellt. Noch während des Vierkernstadiums »läßt sich eine stufenweise Zunahme der Größe des chalazalen Kernpaares verfolgen, die schließlich die der oberen Kerne höchst bedeutend übersteigt.« Damit in Zusammenhang konnte Palm eine Vergrößerung der Chromatinmenge dieser Kerne feststellen (89, p. 58), die er mit einer besonderen Nährstoffmenge in Beziehung bringt. »Nach der auf der Vierkernstufe erfolgten Teilung entsteht der fertige Embryosack mit acht Kernen wie bei allen anderen *Piper*-Formen«, wobei Palm aber auf die »relativ reichlich zugemessene Antipodenregion aufmerksam machen möchte, deren

Kerne in diesem Falle nach Anzahl und Größe durchaus normal sind. Zuweilen sieht man aber Embryosäcke mit nur zwei großen Kernen in der Antipodenpartie. Sie sind ohne Zweifel aus vierkernigen entstanden, wo die weitere Teilung der chalazalen Kerne aus irgendeinem Grunde unterblieb« (80, p. 54). Dies dürfte sich im Sinne Strasburger's damit erklären, daß diese Teilung »in dem Überfluß an Chromatin geradezu ertränkt wird« (33, p. 37), daß also dem unteren Kern Nahrung in einem solchen Übermaß geboten wird, daß er sich nicht in regelrechter Weise teilen kann. Diese Reduktion der chalazalen Kerne wäre sonst in Anbetracht der Förderung der chalazalen Hälfte besonders auffallend. Da die letzte von Palm wiedergegebene Abbildung jedoch nicht über das Kernstadium der Antipoden hinausgeht, so ist es noch eine offene Frage, ob bei *Piper subpeltatum* auf Grund dieser besonderen Nahrungszufuhr nicht ebenso wie bei *Piper Bethel* auch eine Vermehrung der Antipodenzahl auftreten kann. Bei *Piper Bethel*, wo der Embryosack gleichfalls aus einer einzigen Archesporozelle hervorgeht, deren Makrosporenmutterzelle sich direkt in den Embryosack verwandelt (61, p. 725), gelangen zuerst acht Kerne zur Entwicklung. Zur Zeit des Auftretens der ersten Endospermkerne haben die drei Antipoden sich hier nach erfolgter Zellbildung (61, Abb. 59, p. 747) »already multiplied to a number which may be as great as 35 in a single section of the seed. They occupy a large space at the base of the sac. In the ripe seed the antipodals... can still be seen in a depression...« »The endosperm develops cell-walls after about 100 or more free nuclei have been formed, the walls apparently arising in the ordinary way.«

Bei *Heckeria umbellata* konnte Johnson (58, p. 327) eine Archesporozelle feststellen, aus deren Makrosporenmutterzelle direkt der Embryosack hervorgeht, in welchem acht Kerne zur Entwicklung gelangen. Zu dem Zeitpunkt, wo der Embryosackkern noch ungeteilt in der Mitte des Embryosackes liegt (58, Abb. 25, Taf. X und p. 327), haben die Antipoden eine bedeutende Größe erreicht und »bulge into the cavity of the sac from below«. Auch hier sind sie ebenso

wie bei *Piper medium* sehr lang persistent. The number of antipodals found below the endosperm mass in the nearly ripe seed is frequently but three, which probably arise by the division of the three primary ones, after their cell walls are formed. The prominence of the antipodals here suggested that their function is an important one« (58, p. 327). »The very first division of the endosperm nucleus was not been seen, but when four nuclei have been formed these are found to be separated by cell walls, so that I believe that a cell wall is formed immediately after the first and each succeeding division of the endosperm nucleus and thus the endosperm is cellular from the very first« (58, p. 328).

Bei allen Arten der Gattung *Peperomia* konnte, mit Ausnahme einiger abnormaler Fälle bei *Peperomia hispidula* (62, p. 378), wo »two such archesporial cells were seen, which as we shall see may often go on in their development and form two embryo-sacs« (62, p. 363) immer eine einzige Archesporozelle festgestellt werden, aus deren Makrosporenmutterzelle direkt der Embryosack hervorgeht. Das Stadium der Reduktionsteilung ist durch das Auftreten von ephemeren Zellwänden oder nur von Zellplatten oder endlich nur durch das Sichtbarwerden des Phragmoplasten ausgezeichnet (46, p. 137). So bleiben nach Häuser bei *Peperomia blanda* alle drei Wände recht lange deutlich und dürfte auch *P. resediflora* wahrscheinlich primär vier selbständige Makrosporenzellen besitzen (46, p. 131). Bei *P. sintensis* und *arifolia* konnte Brown feststellen, daß »when the daughter nuclei of the first division have begun to be organized, an equatorial plate is formed on the spindle. It persists only for a short time. . . . When the two nuclei divide to four, plates are formed on both spindles. . . . This wall, like the first, persists for a short time« (4, p. 449 und 451). Auch bei *Peperomia verticillata* konnte Fisher beobachten, daß (32, p. 146) »evanescent walls frequently more or less completely separate the nuclei in the two-nucleate and four-nucleate stages of the embryo-sac« und bei *Peperomia hispidula* »the delicate wall of the megaspores soon disappear« (62, p. 392). Bei *Peperomia marmorata* »werden Zellplatten nicht mehr angelegt, der

Phragmoplast ist jedoch eine Zeitlang deutlich ausgebildet« (46, p. 137).

Bei allen bisher beschriebenen Vertretern der Gattung *Peperomia* gelangt ausnahmslos ein sechzehnkerniger Embryosack zur Entwicklung. Was die Differenzierung dieser Kerne betrifft, herrscht insofern Übereinstimmung, als stets ein Ei und eine einzige Synergide zur Ausbildung gelangt, bezüglich der anderen Kerne finden sich dagegen sehr mannigfaltige Verhältnisse. Während in den meisten Fällen sechs antipodiale Zellen auftreten, kann ihre Zahl bei *P. verticillata* und *scandens* bis auf neun steigen. Im Gegensatz hierzu verschmelzen bei *P. hispidula* alle vierzehn Kerne zu einem großen Endospermkern (62, p. 370). Die erste Teilung dieses Kerns ist immer unmittelbar von einer Wandbildung gefolgt. Diese Zellwand erstreckt sich bei *Peperomia pellucida* »from the oospore to the base of the embryosac and cuts the later completely in two, forming thus two endosperm cells« (58, p. 5). Bezüglich dieser Orientierung können jedoch auch ganz andere Verhältnisse auftreten: »The axis of the first spindle is usually approximately transverse to the ovule and the dividing wall which is at once formed on its equatorial plate is nearly longitudinal to the ovule. This wall, however, may make any angle with the sagittal plane of the ovule itself« (62, p. 373).

Eine Übersicht über die Befunde bei den *Piperales* ergibt, daß hier mit Ausnahme von *Chloranthus* und anormalen Fällen bei *Peperomia hispidula* stets eine einzige Archesporozelle beobachtet worden ist. Während bei den *Saururaceae*, bei *Lacistema* und *Hedyosmum* eine Verringerung der Makrosporenzahl auf drei oder zwei beschrieben wurde, konnte bei *Chloranthus* eine Förderung des Tetradenstadiums beobachtet werden, die sich in der fakultativen Entwicklungsfähigkeit mehrerer Tetradenzellen, respektive in der Fluktuation dieser Entwicklung ausspricht. Diese Tatsache könnte es in Verbindung mit der bei den *Piperaceae* häufig beobachteten kreuzförmigen Anordnung der Makrosporenerne (61, Abb. 57, p. 365, ect.) wahrscheinlich erscheinen lassen, daß wir es auch hier zwar stets mit einer vollkommenen, aber mit einer nicht-linearen Tetrade zu tun haben. Bei sämtlichen *Piperaceae*,

sowohl bei zahlreichen Arten der Gattung *Piper* und *Peperomia* als auch bei *Heckeria* wurde eine direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack festgestellt, was durch das Auftreten ephemerer Zellwände bei *Peperomia* als abgeleitete Modifikation charakterisiert ist. Während aber sonst bei den *Piperales* ein achtkerniger Embryosack beobachtet worden ist, konnte bei den zahlreichen untersuchten Peperomien ganz ausnahmslos die Ausbildung von sechzehn Kernen festgestellt werden. Daß es sich hier um das Produkt von vier Makrosporen handelt, geht daraus hervor, daß sowohl Reduktionsteilung als auch ephemere Zellwände festgestellt werden konnten. Diese scharfe Abgrenzung der Gattungen auf Grund dieses Merkmals ist beachtenswert. Die deutliche Grenze wird nur dadurch etwas abgeschwächt, daß bei *Heckeria* und *Piper Bethel*, wenn auch keine Vermehrung der Kerne, so doch eine Vermehrung der Antipodenzellen auftritt. Ich habe nun in meiner Arbeit über die Endosperm- und Haustorienbildungen bei Angiospermen unter großem Vorbehalt die Vermutung ausgesprochen (55, p. 35), daß es sich in den Beschreibungen der *Piperaceae* in dem Sinne um eine Fehldeutung handeln dürfte, als sowohl bei *Piper* wie auch bei *Heckeria* keine Ausbildung eines Antipodengewebes, sondern eine endospermale Kammerung der Makrospore vorliegt, indem das Endosperm der chalazalen Kammer als Antipoden gedeutet wurde. Diese Vermutung glaube ich jedoch nicht mehr aufrecht erhalten zu können. Daß es sich bei *Heckeria* tatsächlich um eine Vermehrung der Antipoden handelt, geht daraus hervor, daß diese Zellen bereits vor der Teilung des Endospermkerns eine so bedeutende Größenzunahme zeigen (59, Abb. 25, Taf. X), daß sie in einem so jungen Stadium wie dem in Abbildung 26 (Taf. X) wiedergegebenen noch in Spuren erhalten sein müßten. Trotzdem die ersten Teilungen des Endospermkerns nicht beobachtet worden sind, dürfte man daher berechtigt sein, darauf zu schließen, daß wir es bei dieser Art nicht mit gekammertem Endosperm zu tun haben, sondern daß die basalen Zellen tatsächlich aus einer Vermehrung der Antipoden hervorgegangen sind. Was nun

Piper Bethel betrifft, so würde das Vorkommen kräftiger Antipodenzellen, wie sie in (61) Abbildung 59, p. 747 wiedergegeben worden sind, es nicht wahrscheinlich erscheinen lassen, daß diese zu dem in Abbildung 62 wiedergegebenen Stadium bereits vollkommen fehlen. Hierzu tritt ferner die morphologische Übereinstimmung des endospermalen Wandbelages von *Piper medium* (59, Taf. IX, Abb. 13) und *P. Bethel* (61, Abb. 62, p. 747), eine Übereinstimmung, die allerdings an und für sich noch nicht beweisend wäre, da es sich trotzdem in dem einen Fall um das ganze vorhandene Endosperm, in dem andern um die mikropylare Kammer handeln könnte. Diese Umdeutung wurde jedoch überhaupt vor allem durch die Analogie des Verhaltens von *Heckeria* angeregt. Da eine Umdeutung sich hier nicht als richtig erweist, entfällt auch das Hauptargument für eine Umdeutung bei *Piper*, zumindest im Sinne der Anschauung, die mich damals ebenso wie Tischler beim Falle von *Ananassa* leitete, daß nämlich »die äußere Ähnlichkeit zweier morphologisch ungleichwertiger Zellelemente eine sehr verwunderliche wäre« (112, p. 33). Wenn ich nun jetzt eine solche »äußere Ähnlichkeit ungleichwertiger Zellelemente« infolge der Wirkung ein und derselben Ursache auch wohl verständlich finden würde, so fehlt momentan trotzdem jeder zwingende Grund für eine Umdeutung. Wir dürften es daher sowohl bei *Heckeria* als auch bei *Piper Bethel* tatsächlich mit einem Antipodengewebe zu tun haben. Dies scheint daher dafür zu sprechen, daß »die für *Piper* und *Heckeria* gegebene Deutung bezüglich der Endospermbildung zustimmt und daß man bei den Piperaceen die ganze Reihe von Entwicklungsstufen des Endosperms wiederfindet, die sonst nur auf große Formenkreise verteilt auftritt« (p. 34). Wir hätten es daher bei *Piper Bethel* ebenso wie bei den anderen *Piperaceae* mit nuklearem Endosperm, bei *Heckeria*, *Peperomia* und den Saururaceen dagegen mit zellularem in dem Sinne zu tun, daß die erste Zellwand, die bei *Heckeria* jedesfalls von der Horizontalen abweicht (58, Abb. 26, Taf. X), bei *Peperomia* noch eine schwankende Orientierung zeigt, bei den *Saururaceae* dagegen bisher ausnahmslos als Querwand auftritt. Wenn es

nun auf Grund dieser Überlegung wahrscheinlich erscheint, daß wir es sowohl bei *Heckeria* als auch bei *Piper Bethel* mit einer Vermehrung der Antipoden zu tun haben, so ist dies mit Rücksicht auf die Auffassung des sechzehnkernigen Embryosackes von weitgehender Bedeutung. Von diesem Gesichtspunkte aus muß auch noch hervorgehoben werden, daß bei sämtlichen Chloranthaceen eine haustorielle Weiterentwicklung der chalazalen Endospermkammer auftritt.

Ich will es mir hier keineswegs zur Aufgabe machen, die verschiedenen Typen des Embryosackes, die sich bei den *Piperales* finden, voneinander abzuleiten, ein solcher Versuch erscheint mir auch noch ganz verfrüht. Wenn Palm im Sinne einer solchen Darstellung behauptet »der *Clintonia*-Embryosack dürfte eine Weiterentwicklung des *Lilium*-Sackes in derselben Richtung wie der von *Peperomia* aus demjenigen von *Piper* darstellen. Daß bei dem ersteren nur einer der Megasporenkerne weitere Teilungen ausführt, scheint mir nicht der Ableitung der sechzehnkernigen Embryosäcke aus einem vom *Lilium*-Typus entgegen zustehen. . . « (89, p. 238), so erscheint mir diese Behauptung in verschiedener Hinsicht erst des Beweises bedürftig. Es dürfte keineswegs zwingend sein zu schließen, daß der *Clintonia*-Embryosack sich aus dem *Lilium*-Sack entwickelt hat; diese Frage dürfte zu ihrer Lösung erst ein viel umfangreicheres Befundmaterial voraussetzen. Ebenso wenig erscheint mir aber die Annahme notwendig, daß der Typus von *Piper* sich an *Peperomia* anschließen muß, auch dann nicht, wenn man mit Sicherheit voraussetzt, daß die weiteren Untersuchungen das Vorkommen von *Piper*-Arten mit ephemerer Wandbildung ergeben würden, wie sie bisher nur bei *Peperomien* beobachtet worden ist. Sollten diese beiden Voraussetzungen, die vorläufig beide nur Annahmen darstellen, sich aber tatsächlich bestätigen, so bleibt noch die prinzipielle Frage offen, ob dann die Entwicklung des *Clintonia*-Embryosackes aus dem von *Lilium* tatsächlich eine Entwicklung in derselben Richtung wie die von *Peperomia* aus dem Embryosack von *Piper* darstellt, ob es tatsächlich bedeutungslos ist, daß bei *Clintonia* nur einer der Makrosporenkerne weitere Teilungen ausführt, die anderen Kerne aber zugrunde

gehen, während in dem anderen Falle alle vier Makrosporen die gleiche Entwicklung zeigen. Es bedarf dann noch des Beweises, daß die Modifikation von *Clintonia* eine Stufe auf dem Wege einer Entwicklungsförderung darstellt. Daß der Embryosack von *Peperomia* trotz Reduktion der Teilungszahl der Einzelmakrosporen der Ausdruck einer Förderung ist, ja daß die Reduktion hier gerade als eine Folge der Förderung erscheint, möchte ich auf Grund dieses Vergleiches bereits zu behaupten wagen.

Dieser Vergleich zeigt, daß schon die günstigen Ernährungsverhältnisse der jüngsten Stadien aus den ungewöhnlichen Dimensionen des Kernes in der Embryosackmutterzelle von *Piper subpeltatum* erschlossen werden, sie dürften auch die notwendige Voraussetzung für die Hemmung der Reduktionsteilung bilden, welche die Parthenogenese von *Houttuynia* und *Hedyosmum* ermöglichen. Der Fall von *Peperomia* hat in *Chloranthus* insofern eine Parallele als auch hier mehrere Makrosporen einer Tetrade eine Weiterentwicklung erfahren. Die Begünstigung dieser Stadien kommt aber auch in der Vermehrung der Antipoden klar zum Ausdruck. Nun ist aber gerade aus dem Verhalten der Gattung *Piper* klar zu ersehen, daß die Vermehrung der Antipoden bereits in einem viel früheren Stadium begründet ist. Bei *Piper Bethel* konnte Johnson (61, Abb. 58) ebenso wie bei *Heckeria umbellata* (59, Abb. 21, Pl. IX) bereits im Vierkernstadium eine Ansammlung von drei Kernen an der Chalaza feststellen, was einer relativen Förderung dieses Pols entsprechen dürfte. Als Bestätigung dieser Annahme mag angeführt werden, daß Palm in diesem Stadium »eine stufenweise Zunahme der Kerngröße« (89, p. 45) beobachten konnte, die schließlich die der oberen Kerne höchst bedeutend übersteigt. Die Tatsache ferner, daß sich zu dem Zeitpunkt, wo die Embryosackmutterzelle noch ungeteilt ist, bereits ungewöhnliche, durch besonders günstige Ernährungsverhältnisse erklärbare Dimensionen ihres Kernes nachweisen lassen, spricht auch dafür, daß der sechzehnkernige Embryosack von *Peperomia* zu dem Embryosacke von *Piper Bethel* nahe Beziehungen zeigt, indem die Begünstigung bei beiden in einem so frühen Stadium einsetzen

dürften. Wir haben es in beiden Fällen mit einer Förderung zu tun, während diese Förderung in dem einen Fall jedoch dem ganzen Embryosack gleichmäßig zugute kommt und alle Tochterkerne der Makrosporenmutterzelle gleichmäßig zur Weiterentwicklung anregt, tritt bei *Peperomia* und *Heckeria* dagegen schon frühzeitig eine Begünstigung der Chalaza auf. Daß die vermehrte Teilung der Antipoden in diesen beiden Fällen erst nach dem Achtzellstadium eintritt, bedarf noch der besonderen Erklärung. Soviel dürfte jedoch feststehen, daß zwischen dem Vorgang einer Vermehrung vor und nach der Zellwandbildung keine Scheidewand besteht. Die Begünstigung dieser Entwicklungsstadien innerhalb der *Piperales* kommt ferner auch in der Ausbildung eines chalazalen Endospermhaustoriums klar zum Ausdruck. Alle diese Gründe scheinen mir dafür zu sprechen, daß der sechzehnkernige Embryosack von *Peperomia* als Produkt der Förderung anzusehen ist.

Es soll hier keineswegs meine Aufgabe sein, eine Übersicht über die Befunde bei den *Araceen* zu geben und dann zu untersuchen, wie weit die verwandtschaftlichen Beziehungen in den Befunden zum Ausdruck kommen. Ein solcher Versuch wäre wohl auch noch verfrüht, er müßte unter allzu großen Reservationen unternommen werden. Die Verhältnisse sind ja noch mehrfach kontrovers, das untersuchte Material zum Teil dem Glashaus entnommen und die für eine solche Betrachtung erforderliche Zahl untersuchter Formen gerade in Anbetracht der ganz ungewöhnlichen, an die Kompositen erinnernden Buntheit der Verhältnisse nicht ausreichend. Auch ein Versuch, die morphologische Mannigfaltigkeit verständlich zu machen und einfachen Entwicklungstendenzen zu unterordnen, kann, wenn auch in weit geringerem Grad, nur ein vorläufiger sein. Eine solche Darstellung dürfte aber, wenn sie auch nur einen vorläufigen Charakter hat, schon dadurch von Wert sein, daß sie als Arbeitshypothese den deskriptiven Untersuchungen bestimmte Hinweise gibt. Ich möchte mich hier auch zur Vermeidung einer allzugroßen Breite damit begnügen, diejenigen Formen herauszufassen, die gleichsam die Entwicklungsbewegung der ganzen Familie auch insoweit

zum Ausdruck bringen, als sie selbst verschiedene Entwicklungsstufen in sich vereinigen.

In diesem Sinne er bietet das Verhalten von *Symplocarpus foetidus* großes Interesse. Für diese Gattung hat Rosendahl (96, p. 3) die Ausbildung einer einzigen Archesporozelle beschrieben, die nach Abschnürung der Tapetenzelle (96, p. 2), vier ganz verschieden gelagerte Makrosporen produziert. Besonders hervorzuheben ist, daß hier alle vier Makrosporen keimen. Neben diesen normalen Fällen, wo alle vier Makrosporen durch Zellwände voneinander getrennt sind, finden sich jedoch auch solche, wo die Makrosporenbildung nicht mit einer Entwicklung von Zellwänden verbunden ist (Taf. I, Fig. 7). In diesem Fall kann die chalazale Makrospore allein sich zum Embryosack entwickeln. Ein anderes Verhalten der konkurrierenden Makrosporen ist bisher nicht beschrieben worden. Bei dieser Modifikation finden sich (p. 4) »in the micropylar end of the embryosac... a number (4—6) of more or less darkly staining irregular bodies. They lie closely grouped just outside the four nuclei and are evidently the remnants of the other germinating megaspores«. Dieses Verhalten ist auch schon deshalb von Interesse, weil es einen Schritt im Sinne der Entwicklung eines sechzehnkernigen Embryosackes bedeutet. Zum Unterschied zu diesem gewinnt hier aber eine der Makrosporen die Oberhand und unterdrückt die Kerne der anderen. Die Konkurrenz wirkt hier also in einem anderen Sinne wie dort, wo alle Makrosporen sich weiter entwickeln und die gleiche Reduktion aufweisen. Über die Verhältnisse der Antipodenentwicklung und Endosperm bildung bei *Symplocarpus* kann man auf Grund der gegebenen Schilderung nicht zu einem ganz abschließenden Urteil gelangen. Rosendahl sagt diesbezüglich in seiner Beschreibung: »After the endosperm tissue has been built up by the formation of cell walls a number of large cells with greatly enlarged nuclei become differentiated in the antipodal region. It has been impossible to trace the origin of this tissue directly by following the actual division of the original antipodal cells, yet there seems little doubt that it is derived in this way« (p. 5). Auch sonst ergibt ein Vergleich seiner Befunde keine unbedingte Klarheit

in dieser Frage. Man würde wohl prinzipiell geneigt sein, zu glauben, daß diese Zellen, wenn sie Antipoden darstellen, bei einem Ausfall der Befruchtung, d. h. also bei einem Wegfall der Konkurrenz mit dem auftretenden Endosperm eine besonders starke Entwicklung zeigen würden. Daß dies nicht der Fall ist, sondern daß die »Antipodal cells« bei fehlender Befruchtung »begin to shrink and disintegrate before the eggapparatus shows any such signs« (96, p. 5) ist aber noch kein unbedingter Einwand gegen die Berechtigung ihrer Deutung als Antipoden, da es ja möglich wäre, daß die durch die Befruchtung zugeführte Nährstoffmenge eine *conditio sine qua non* ihrer Entwicklung darstellt, oder daß die Befruchtung hier auf die Weiterentwicklung der Antipoden als Reiz wirkt. Auf gleiche Weise würde sich auch die Tatsache erklären, daß die Vergrößerung dieser chalazalen Zellen erst nach erfolgter Befruchtung eintritt, daß erst »as soon as the embryo begins to segment and endosperm to form the normal behavior of the antipodal cells is to begin dividing and to show signs of becoming active« (96, p. 5) Daß dagegen »the antipodals in rare cases increase greatly in size before any signs of fertilization becomes evident« (96, p. 5) setzt, um als Beweis dienen zu können, voraus, daß die großen chalazalen Zellen in Fig. 18, Taf. I, tatsächlich Antipoden darstellen, was aus dieser Figur selbst nicht mit Sicherheit zu entnehmen ist. Daß diese Deutung aber berechtigt sein dürfte, geht aus der großen Ähnlichkeit dieser Zellen mit den chalazalen Zellen der Fig. 13, Taf. I, hervor, deren Antipodennatur außer Frage steht. Für die Richtigkeit der Rosendahl'schen Deutung könnte ferner auch sprechen, daß diese Zellen, obwohl (p. 5) »in many cases no sharp line of demarcation can be noted between these cells and the endosperm tissue« deutlich charakterisiert sind, weil sie durch »a varying number of deeply staining bodies« ausgezeichnet sind, welche den Endospermzellen fehlen.

Eine Einsichtnahme in die Schilderung der Befunde bei *Symplocarpus* ergibt daher mit einiger Wahrscheinlichkeit, daß wir es hier mit der fakultativen Entwicklung besonders großer Antipoden zu tun haben. Sollte sich diese Auslegung bestätigen, so dürfte es sich hier ferner um die Ausbildung

eines rein nuklearen Endosperms handeln, bestätigt sich die Deutung jedoch nicht, stellen diese Zellen, die durch eine »außerordentliche Größe... und stark vergrößerte Kerne ein von den Endospermzellen vollkommen abweichendes Aussehen besitzen«, tatsächlich Endospermzellen dar, so würde noch die Frage offen stehen, ob wir hier eine Kammerung des Endosperms vor uns haben, oder ob die Differenzierung des Endosperms in ein basales zelluläres und ein mikropylares nucleares ohne Ausbildung einer Querwand aufgetreten ist. Wie immer sich diese Frage aber entscheidet, ob wir es hier nun tatsächlich mit Antipoden- oder Endospermzellen zu tun haben, so geht aus den Befunden mit Klarheit hervor, daß ein an der Chalaza entwickeltes Gewebe bei *Symplocarpus* eine Förderung erfährt.

Die Begünstigung dieser Stadien kommt bei dieser Gattung daher auf verschiedene Weise zum Ausdruck, sie ist aus der gleichartigen Entwicklungsfähigkeit aller Makrosporen, aus der fakultativen Ausbildung eines vielkernigen Embryosackes und endlich aus der Förderung des chalazalen Gewebes zu ersehen.

Ein weiteres Beispiel in gleichem Sinne stellt *Lysichiton* dar. Hier fehlen die jüngsten Stadien. Die in Abbildung 35, Taf. II, als Tapetum gedeuteten Kerne, von welchen Campbell äußert (10, p. 15), daß »there could be detected above the apex of the sac in some cases what looked like the remains of tapetal cells, but whether such cells are always formed cannot now be stated«, könnten sich eventuell auch als Reste eines zweiten Embryosacks deuten lassen. Die Abbildung erinnert jedesfalls an diese Verhältnisse bei *Anthurium violaceum* (14, p. 331). Die Stadien der Endospermbildung liegen bei *Lysichiton* noch nicht klar. Campbell sagt in seiner Beschreibung (10, p. 16), »that at the time of fertilization the antipodal nuclei have increased remarkably in size while there has been little change in those of the egg-apparatus«. Er sagt hiermit also, daß die Vergrößerung der Antipoden bei dieser Gattung zu einem Zeitpunkt auftritt, wo ein Eiapparat noch vorhanden ist, die Befruchtung also vielleicht noch nicht stattgefunden haben dürfte und fügt dieser

Beschreibung (10, p. 15) hinzu, daß »at first the antipodal cells resemble the ordinary form and their nuclei resemble... those of the egg-apparatus. Soon however, a difference is manifest. The antipodal cells increase considerably in size and their contents becomes denser... Sometimes they exhibit an appearance indicating that they are about to divide, but no cases were seen where they had divided in the unfertilized sac«. Damit dürfte wohl gesagt sein, daß zwar keine Teilung, wohl aber tatsächlich eine Vergrößerung der Antipodenzellen bereits vor der Befruchtung eintreten kann. Auch nach erfolgter Befruchtung findet sich aber »in *Lysichiton* as in *Sparganium* a marked growth of the antipodal cells. They enlarge rapidly, but the number is never large« (9, p. 161). In manchen Fällen erscheint diese sogenannte Antipode von dem Endosperm, dessen basale Zellen, was auch noch der Erklärung bedarf, eine viel geringere Größe als die mikropylaren aufweisen (9, p. 161), deutlich geschieden. Ein Vergleich der Abbildung läßt auf Taf. I, Fig. 12 (9), scheinbar tatsächlich eine stark vergrößerte Antipodenzelle erkennen und Fig. 39 (10, Taf. II) gibt scheinbar wirklich drei außerordentlich großkernige Antipoden wieder.

Auch bei dieser Gattung läßt sich augenblicklich noch nichts Abschließendes über diese Verhältnisse aussagen. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß wir es hier, trotzdem die Entwicklungsförderung gerade um die Zeit der Befruchtung eintritt, doch mit einer Vergrößerung der Antipoden zu tun haben. Diese Frage steht jedoch noch offen. Sollte es sich hier aber wirklich um basale Endospermzellen handeln, so wäre die Feststellung von großem Wert, ob diese Differenzierung des Endosperms in ein chalazales zelluläres und in ein mikropylares nucleares mit einer Kammerung der Makrospore verbunden ist, oder ob eine solche Differenzierung ohne Ausbildung einer ursprünglichen Querwand auftritt. Jedesfalls aber haben wir hier, welche Homologisierung sich auch immer bestätigen mag, in der Ausbildung außerordentlich großer chalazaler Zellen den deutlichen Ausdruck einer Förderung vor uns.

Die Verhältnisse bei *Aglaonema* sind außerordentlich mannigfaltig. Die Entwicklung erscheint gleichsam noch im Flusse. Im allgemeinen findet sich hier ein einzelliges Archespor (13, p. 669), aber »In a number of cases observed, and this evidently is not unusual, the archespor consists of 2—8 large cells, all of which were potential embryosacs«. Dort, wo das Archespor aus einer Zelle besteht, konnte Campbell wohl zumeist die Ausbildung von acht Kernen, häufig aber auch Abweichungen, und zwar Abweichungen verschiedener Art, z. B. das Auftreten einer Zwölfzahl und Zehnzahl, daneben aber auch eine Vierzahl von Kernen feststellen (13, p. 670). In den Fällen, wo das Archespor mehr als eine Zelle umfaßt (p. 670), stellt jede derselben einen potentiellen Embryosack dar. Von diesen Embryosäcken kann jeder so lange persistieren, bis der endgültige seine volle Reife erlangt hat und es ist dann (13, p. 671) »indeed quite impossible sometimes to be certain, whether the structures present at the time of fertilization are all the products of a single embryosac or two«. Auch bei der Entwicklung von zwei oder drei Makrosporenmutterzellen finden sich, was die Kernzahl der Embryosäcke betrifft, ganz verschiedenartige Verhältnisse. So konnte Campbell z. B. einmal zwei gleichartige vierkernige Embryosäcke, ein andermal drei Embryosäcke beobachten, deren oberster nur einen Kern, deren mittlerer acht, deren unterster, scheinbar definitiver Embryosack acht bis neun Kerne enthielt. Nebst diesen hier erwähnten finden sich bei Campbell noch eine ganze Reihe von Fällen beschrieben, in welchen sich mehrere Embryosäcke von verschiedener Kernzahl nebeneinander entwickeln.

Die Verhältnisse bei *Aglaonema* erscheinen daher, wie Campbell selbst betont (13, p. 673), ganz auffallend mannigfaltig. Sie dürften sich jedoch alle zueinander in Beziehung setzen lassen. Wir haben es hier stets mit einer Entwicklungsförderung zu tun. Diese Förderung kommt entweder darin zum Ausdruck, daß einerseits dort, wo aus einer Makrosporenmutterzelle ein einziger Embryosack hervorgeht, die Zahl der Kerne eine Vermehrung zeigt, sie findet aber andererseits auch in der Vermehrung der Zahl der Embryosäcke selbst ihren

Ausdruck. Gerade diese Vermehrung der Embryosackzahl wird dann aber infolge Auftretens gegenseitiger Konkurrenz die Ursache einer sekundären Reduktion in der Kernzahl jedes einzelnen. Diese Konkurrenz dürfte aber insbesondere dort mit Notwendigkeit eine weitgehende Reduktion veranlassen, wo eine Verschmelzung dieser benachbarten Embryosäcke stattgefunden hat. Wir haben in diesem Fall dann genau die gleichen Bedingungen vor uns, wie sie zur Entwicklung der sechzehnkernigen Embryosäcke anderer Formen geführt haben. Campbell hat auch bereits darauf hingewiesen, daß *Aglaonema* sich, was das Fehlen der Polarität und das häufige Auftreten mehrfacher Kernverschmelzungen betrifft, an Formen mit sechzehnkernigen Embryosäcken anschließen läßt (13, p. 673). *Aglaonema* dürfte daher wahrscheinlich, ebenso wie manche Kompositen, den Weg weisen, auf welchem der sechzehnkernige Embryosack zur Entwicklung gelangt ist.

Die gleiche Mannigfaltigkeit der Verhältnisse findet sich bei *Aglaonema* auch in den späteren Stadien. Was dies betrifft, bemerkt Campbell (13, p. 674), daß »it is not probable that the formation of the endosperm is entirely uniform in *Aglaonema commutatum*«. In Abbildung 25, Taf. XXXI (13) ist uns ein Embryosack wiedergegeben, der von einem einheitlichen Endospermgewebe erfüllt ist; Antipoden fehlen. Neben diesem Fall finden sich aber auch andere Fälle, wo »not infrequently a group of cells differing somewhat in appearance from the endosperm cells can be seen at the base of the embryosac. . . These may be possibly antipodal cells, but this point was not satisfactorily proven and it is not impossible, that in some cases at least they are merely somewhat modified endosperm cells« (13, p. 674). Es erscheint nun vor allen Dingen wichtig, festzustellen, ob es sich bei *Aglaonema commutatum* tatsächlich um eine Vermehrung der Antipoden handelt. Daß wir es bei dieser Art wirklich mit einer Vergrößerung dieser Zellen zu tun haben, wurde auch von Gow behauptet (39, p. 127).

Hierfür könnte auch sprechen, daß bei anderen *Aglaonemen*, wie bei *Aglaonema nitidum* (41, p. 128) und *A. versicolor* (40, Taf. VI, Abbildung 34) eine Vermehrung der Anti-

poden beschrieben worden ist. Ob es sich hierbei wirklich um Antipoden handelt, bedarf allerdings auch hier erst des Beweises. Was die Abbildung 3 (13, p. 128) betrifft, so ist sie deshalb nicht ganz verständlich, weil nicht zu ersehen ist, wie die Orientierung vorgenommen werden soll. Jedesfalls zeigt aber das siebenzellige Gewebe an der Spitze eine auffallende Ähnlichkeit mit dem als Antipoden gedeuteten Gewebe von *Aglaonema commutatum* (41, Abbildung 1, p. 128), das seinerseits wieder große Ähnlichkeit mit dem als Antipoden gedeuteten Gewebe von *Xanthosoma* aufweist.

Wenn es sich nun tatsächlich bestätigen sollte, daß wir es bei *Aglaonema commutatum* in dem Sinne mit einer außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Verhältnisse zu tun haben, daß die chalazale Region hier entweder von einem Gewebe erfüllt sein kann, das dem Endosperm der oberen Hälfte homolog ist und mit ihm auch morphologisch übereinstimmt, oder daß sie ein morphologisch abweichendes Gewebe enthält, das seinerseits entweder Antipoden oder anders differenziertem Endosperm entspricht, so erscheint es von Interesse, die Mannigfaltigkeit dieser Stadien mit der Mannigfaltigkeit der vorhergehenden in Beziehung zu setzen. Eine solche Betrachtung ergibt, daß gerade die Variation der ersten Stadien die Verschiedenartigkeit der folgenden veranlassen dürfte. Der starke Nahrungsstrom, der die auffallenden Verhältnisse der ersten Stadien hervorruft, hätte in diesem Sinne dort, wo Antipoden zur Ausbildung gelangen, die Vermehrung und durch Steigerung ihres Plasmagehaltes und ihrer Kerngröße eine abweichende Ausbildung dieser Zellen gegenüber dem Endosperm zur Folge, würde aber dort, wo die Antipoden fehlen, den chalazalen Endospermzellen zugute kommen und eine relative Begünstigung derselben veranlassen. Auf diese Weise dürfte es sich erklären, daß die Mannigfaltigkeit der ersten Stadien bei *Aglaonema* eine verschiedenwertige Differenzierung der chalazalen Gewebe zur Folge hat. Wie immer sich die Frage nach der Homologisierung beantworten mag, so haben wir es hier jedesfalls, wie aus der Differenzierung des Gewebes hervorgeht, mit der gleichen Förderung zu tun, wie sie sich auch in der Vermehrung des Archesporis, in der Weiterent-

wicklung mehrerer Makrosporen zu Embryosäcken und endlich in der Verschmelzung der Makrosporen in einen mehrkernigen Embryosack ausgesprochen hat.

Auch die ersten Stadien von *Nephtytis Liberica* (14, p. 338) erscheinen sehr mannigfaltig. Campbell konnte hier in den jüngsten Ovula entweder zwei superponierte Zellen, wahrscheinlich Schwesterzellen, feststellen, deren Entstehung er nicht verfolgen konnte, oder zwei parallel gelagerte Zellen, oder manchmal eine mehr oder weniger unregelmäßige Gruppe von Zellen, die sich als sporogene Zellen deuten ließ. Ob diese Gruppe von einer einzigen oder von mehreren hypodermalen Archesporzellen abstammt, ist noch fraglich. Campbell weist selbst auf die Übereinstimmung mit *Arisaema* hin (14, p. 338), »where the archespor cells show, in some cases at least, a similar independent origin«. Er macht keine direkten Angaben über die Art der Makrosporenbildung, sondern geht sofort auf die Embryosackentwicklung ein. Wenn seine Deutung der sporogenen Zellen als Makrosporenmutterzellen sich aber bestätigen sollte, so würde hier eine direkte Umwandlung derselben in den Embryosack vorliegen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß wir es bei *Nephtytis*, ebenso wie Pickett es bei *Arisaema* vermutet, in vielen Fällen mit einer Fehldeutung zu tun haben, indem auch hier die ersten Stadien der Tetradenteilung wahrscheinlich als Teilungen einer primären Archesporzelle in die Embryosackinitialen aufgefaßt worden sind. Die Abbildungen 41 und 42 (14) z. B. würden sich sehr wohl in diesem Sinne deuten lassen. Eine wechselnde Lage der Makrosporen ist ja auch sonst bei den Araceen häufig. Jedesfalls bedürfen diese Verhältnisse aber der zytologischen Nachprüfung.

Ebenso wie bei *Aglaonema* bietet (14, p. 339) »the further history of the sporogenous cells extraordinary variation... in most cases the number of embryosacs is more than one. In some cases several sacs develop about equally the same time... Each young embryosac begins to develop, that is, divisions of the nucleus, and perhaps, sometimes, cell-divisions as well, occur. This makes it extremely difficult to decide how much of the cell-complex found in the centre

of the nucellus is the product of a single embryo-sac. It seems probable that one sac finally crowds out the others, but, on the other hand, it looked sometimes as if the structures present at the time of fertilization were the combined products of two or more of the primary embryo-sacs«.

Der Embryosack selbst tritt in verschiedenen Modifikationen auf. Campbell konnte nämlich (14, p. 339) Fälle feststellen, wo eine Reduktion der Kerne eintrat, wo z. B. ein normaler Eiapparat ausgebildet wurde, ein Teil der anderen Kerne aber fehlte, oder (14, p. 340) einen Fall, wo der Embryosack eine transversale Teilung in drei Teile zeigte. »It is possible that here each division is really a potential embryo-sac, but if this is true, the definite embryo-sac is formed by the fusion of three primary ones«. In einem anderen Falle fand er (p. 341) mindestens fünfzehn Kerne im Embryosack, wovon etwa zwölf Antipoden darstellten. Wir haben es bei *Nephtlytis* daher ebenso wie bei *Aglaonema* mit einer außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Verhältnisse zu tun, indem sowohl Embryosäcke mit reduzierter als auch mit vermehrter Kernzahl auftreten und ferner Verschmelzung benachbarter sporogener Zellen stattfinden kann. Auch für *Nephtlytis* ist bereits (p. 340) auf die Übereinstimmung mit den Verhältnissen von *Peperomia* hingewiesen worden. Diese Gattung scheint uns daher gleichsam den Weg zu zeigen, der zur Entstehung des sechzehnkernigen Embryosackes führte.

Leider ist es aber aus der Beschreibung nicht zu ersehen, welche Korrelation zwischen der Ausbildung der sporogenen Gewebe und der Kernzahl des Embryosackes besteht, wie weit das Vorkommen einer reduzierten Kernzahl als eine Folge der Konkurrenz mit benachbarten sporogenen Zellen, ferner mit der Entwicklung und dem Weiterbestehen mehrerer Embryosäcke anzusehen ist. Leichter gelingt es, wenn auch nur vorläufig, ein Korrelationsverhältnis zwischen den Modifikationen der ersten Stadien und den verschiedenen Formen der späteren Stadien herzustellen.

Bei allen Modifikationen des Embryosackes scheint an der Basis ein großkerniges, dicht mit Plasma gefülltes Gewebe

aufzutreten. Dieses stellt beim vierkernigen Embryosack (14, p. 344) »the denser basal cells of the endosperm« dar, welches wahrscheinlich vollständig aus der Teilung der unteren der beiden primären Zellen hervorgeht. Die morphologische Wertigkeit dieser Zellen steht dagegen bei den Embryosäcken mit zahlreichen Kernen nicht fest, da (p. 343) »it is doubtful, whether these basal cells are properly to be considered as antipodals, as their exact relation to the group of cells sometimes found at the base of the unfertilized sac could not be determined«. Eine Klarlegung der Verhältnisse durch Feststellung der ersten Teilungsstadien ist natürlich erst erforderlich, wenn man hier zu sicheren Schlußfolgerungen gelangen will. Es wäre aber sehr wohl verständlich, wenn dem chalazalen Gewebe bei *Nephtlytis* je nach der Ausbildung der ersten Stadien eine verschiedenartige morphologische Bedeutung zukommen würde, wenn hier zwei morphologisch ungleichwertige Elemente auf Grund der Wirkung einer gleichen Ursache eine Entwicklung im gleichen Sinne zeigen würden. Dies bedarf allerdings immer noch des Beweises. Dagegen steht es unzweifelhaft fest, daß in der oft enormen Größe der chalazalen Zellen (z. B. in 14, Abbildung 69, Taf. XVII) eine Förderung dieser Stadien zum Ausdruck kommt. Auf die gleiche Ursache dürfte sich aber auch die Mannigfaltigkeit der früheren Stadien, die Vermehrung der sporogenen Zellen, die Weiterentwicklung mehrerer derselben zu einem Embryosack, endlich die verschiedene Zahl der Zellkerne im Embryosack zurückführen lassen. Die Gattung *Nephtlytis* erscheint daher auffallend in Entwicklung begriffen, ihre scheinbar unverständliche Mannigfaltigkeit dürfte sich aber als Wirkung derselben Ursache begreifen lassen.

Obwohl *Arisaema* so häufig wie keine der anderen Araceen beschrieben worden ist, sind hier die ersten Stadien und auch sonst manche Verhältnisse noch sehr der Klärung bedürftig. Darin kommt die Mannigfaltigkeit der Verhältnisse am besten zum Ausdruck.

Gow hat (39, p. 40) für *Arisaema* ein Archespor beschrieben, dessen »first two divisions... are by anticlinal walls at right angles to each other, thus giving rise to four

sporogenous cells lying side by side«, deren eine an Größe zunimmt und »undergoes one transverse division, by which a small cell... is cut off. Whether this is a tapetal cell or one of a ,row of two' formed by a mother cell was not determined«. Pickett gibt dagegen an (90, p. 230), daß »from one to four megaspore mother cells have been observed in a single nucellus... In every specimen examined the megaspore mother cells were contiguous but in no case was there found direct evidence that they had been formed by a division of a primary archesporial cell...«. Die vier Tetradenzellen zeigen ganz verschiedene Orientierung. In den meisten Fällen tritt eine Wandbildung zwischen ihnen auf, dieselbe kann aber auch unterbleiben (90, p. 231), so daß die Mannigfaltigkeit der Verhältnisse auch darin zum Ausdruck kommt. Was nun die morphologische Deutung der Befunde betrifft, so faßt Pickett seinen Standpunkt gegenüber demjenigen Gow's damit zusammen, daß er behauptet (90, p. 233), daß »the first division in the formation of a tetrad has been probably mistaken... for a division of a primary archesporial cell into embryosac initials«. Bei dieser Umdeutung bleibt es jedoch unverständlich, wie die terminale, von Gow beschriebene Zelle (Abbildung 6, p. 39) aufgefaßt werden soll. Die Frage nach der Homologie dieser Zellen dürfte zu ihrer endgültigen Lösung wohl überhaupt erst eingehende cytologische Untersuchungen voraussetzen.

Arisaema scheint zumeist einen einzigen Embryosack zur Entwicklung zu bringen; Pickett konnte aber auch das Auftreten zweier Embryosäcke feststellen. Er sagt diesbezüglich, daß »where more than one tetrad of potential megaspores are formed in one nucellus, the usual course of events is for some one cell from one tetrad to germinate... (90, p. 233). Die einzige Abbildung, die sich auf das Auftreten zweier Embryosäcke bezieht, zeigt, daß dieselben »a marked difference in size as deficiencies in antipodal structure« aufweisen, die so weit geht, daß jeder einzelne Embryosack überhaupt nur mehr vier Kerne zur Entwicklung brachte. Es wäre nun von Interesse, zu erfahren, ob diese beiden Embryosäcke verschiedenen Makrosporenmutterzellen oder ob sie verschiedenen

Makrosporen einer Mutterzelle entstammen und ob ihr Auftreten auf diese Weise, ebenso wie der bereits erwähnte Fall, wo die Wandbildung zwischen den Makrosporen unterbleibt, eine Stufe darstellt, die zur Entwicklung eines sechzehn-kernigen Embryosackes führt, indem auf diesem Wege auch ein Fall eintreten kann, der die charakteristischen Merkmale dieser Modifikationen, die Entwicklungsfähigkeit mehrerer Makrosporen und das Fehlen der Wandbildung in sich umfaßt. Das Auftreten eines sechzehn-kernigen Embryosackes würde in diesem Sinne ein direkter Ausdruck der Entwicklungsförderung sein, welche die Weiterentwicklung aller vier Makrosporen und nur indirekt hierdurch die Reduktion der Kernzahl jeder einzelnen veranlaßt. Für das Auftreten einer solchen allgemeinen Entwicklungsförderung scheint nun die Tatsache nicht zu sprechen, daß (90, p. 233) »the antipodal cells are poorly developed however, only occasionally showing typical angiosperm structure, and never showing the remarkable development described... for the other Araceae«.

Es wäre nun von diesem Gesichtspunkt aus von großem Interesse, festzustellen, wie weit diese geringe Entwicklung der Antipoden im Falle der Ausbildung eines einzigen Embryosackes auf eine Konkurrenz mit etwa benachbarten entwicklungsfähigen oder überhaupt geförderten Nucellarzellen zurückzuführen ist. Ihr vollständiges Fehlen bei Auftreten zweier benachbarter Embryosäcke dürfte sich wohl mit der gegenseitigen Konkurrenz der beiden erklären lassen. Da Pickett Einzelheiten »concerning the fate of the polar nuclei and antipodal structure« (90, p. 233) in Aussicht gestellt hat, so wäre es wünschenswert, wenn auch diese Probleme gleichzeitig zur Klärung kämen. Jedesfalls ist jetzt schon zu sehen, daß *Arisaema*, was die hier betrachteten Stadien betrifft, in Entwicklung begriffen ist. Die Förderung der ersten Stadien, wie sie aus der Ausbildung mehrerer Makrosporenmutterzellen, aus der Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen verschiedener Makrosporenmutterzellen und aus dem fakultativen Auftreten mehrerer Embryosäcke ersichtlich ist, könnte es wohl als wahrscheinlich erscheinen lassen, daß wir es hier mit einer Förderung und einer sekundär durch diese bedingten

Reduktion zu tun haben. Diese Frage bedarf jedoch erst der definitiven Entscheidung.

In diesem Zusammenhang muß auch *Lemna* eine Darstellung erfahren, und zwar deshalb, weil die Beschreibung Caldwell's nicht im Sinne einer Förderung zu sprechen scheint. Das Archespor ist einzellig (5, p. 56). »The primary sporogenous cell seems to develop directly into the megaspore...« (5, p. 57). »Up to this point the sequence is quite regular, but later there appear many irregularities of such a nature as to indicate general unfavorable conditions for normal development... It is only exceptional cases in which sacs beyond the one-celled stage do not give some evidence of disorganisation« (5, p. 58). Im Zweikernstadium ist es quite common to have the micropylar nuclei develop normally, while the antipodal nuclei disintegrate«. Neben dem normal achtkernigen Embryosack wurde daher auch häufig ein vierkerniger beobachtet. Dieser Fall scheint der Erklärung sehr bedüftig. Haben wir hier wirklich eine primäre Reduktion vor uns? Geht nicht nur der achtkernige, sondern auch dieser vierkernige Embryosack direkt aus der Makrosporenmutterzelle hervor oder entwickeln sich in diesem Falle mehrere vierkernige Embryosäcke nebeneinander, respektive untereinander? Zeigen anschließende Nucelluszellen eine besondere Entwicklung und veranlassen sie durch ihre Konkurrenz diese Reduktion? Bemerkenswert ist dabei, daß hier ein bereits entwickelter chalazaler Kern wieder verschwindet. Auffallend ist aber auch die Abbildung 47, mit der Caldwell »probably an eight-celled sac« wiedergeben will, dessen zentrale Kerne aber eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit den analogen Kernen der Abbildung 56 zeigen. Es könnte ja möglich sein, daß sich bei *Lemna* auch vierkernige Embryosäcke finden, deren Eiapparat fehlt. Momentan läßt sich dies in keiner Richtung entscheiden. Es drängt sich aber bei Betrachtung dieser Verhältnisse auch die Frage auf, ob hier nicht überhaupt eine Entwicklung im Sinne von Parthenokarpie vorliegt.

Das Auftreten einer fakultativen Reduktion der Kernzahl des Embryosackes ist auch deshalb bemerkenswert, weil

gerade bei dieser Gattung in dem Sinne eine Differenzierung des nuklearen Endosperms auftritt, als an der Chalaza oberhalb der Antipoden »two very large cells« zur Entwicklung gelangen »which have the cytoplasm somewhat definitely organized« (5, p. 59). Diese besondere Ausbildung der chalaalen Endospermzellen ist gerade in Anbetracht der fakultativen Reduktion des Antipodialkernes von Bedeutung. Es wäre aber auch von Interesse festzustellen, ob nicht bei *Lemna* entsprechend der Ausbildung verschiedener Modifikationen des reifen Embryosackes auch eine Mannigfaltigkeit der Endospermbildung zu beobachten ist.

Aus dieser Darstellung ist zu ersehen, daß die bisherige Beschreibung der Verhältnisse von *Lemna* die Behauptung kaum stützen würde, daß es sich bei den Araceen stets um eine Förderung dieser Stadien handelt. Sie könnte daher als Argument dafür betrachtet werden, daß die Auffassung des Embryosackes von *Pandanus* als eines Ausdruckes der Förderung nicht zwingend sei. Dagegen läßt sich jedoch bemerken, daß die Beschreibung noch zu große Lücken aufweist, um jetzt bereits als Argument verwertet werden zu können.

Was die Ausbildung der Tapetenzellen betrifft, scheinen sich bei den Araceen ganz verschiedenartige Verhältnisse zu finden, indem sie in manchen Fällen, wie z. B. bei *Aglaonema commutatum* (13, p. 670), gänzlich fehlen, bei anderen Gattungen, wie bei *Nepthytis Liberica* (14, p. 338), nur fakultativ auftreten, bei anderen, wie bei *Symplocarpus foetidus* und *Philodendron Wendlandii*, dagegen in Mehrzahl zur Entwicklung gelangen können. Dieses auch in dieser Hinsicht so verschiedenartige Verhalten der Araceen als Familie und das bloß fakultative Auftreten dieser Zellen bei einzelnen Arten erinnert an *Butomus*, wo (51, p. 65) »die Tapetenzelle von sehr schwankender Natur ist und ein großes Variationsvermögen aufweist, das noch schärfer dadurch hervortritt, daß sie bisweilen . . . sämtliche Eigenschaften einer Embryosackmutterzelle annehmen kann«. Ebenso wie bei *Butomus* ist die Tapetenzelle auch bei den Araceen gegenüber den sporigen Zellen nicht eindeutig charakterisiert, es erscheint in diesem Falle, wo infolge der Enge des Nucellus zumeist eine

lineare Anordnung der sporogenen Zellen auftreten muß, als reine Geschmackssache, ob man von einer Vermehrung der Makrosporenmutterzellen oder von der Ausbildung von Tapetenzellen sprechen will. Das einzige deutliche Unterscheidungsmerkmal würde eigentlich die Fähigkeit der Entwicklung eines Embryosackes darstellen; betrachtet man diese Fähigkeit aber als ein fakultatives Merkmal einer Tapetenzelle, so fällt die Unterscheidungsmöglichkeit eigentlich fort.

Das Archespor ist zumeist einzellig (z. B. *Homalomena argentea* [41, p. 132], *Dieffenbachia* [40, p. 38]), nur in wenigen Fällen ist eine Vermehrung desselben beschrieben worden und auch dann erscheint es zweifelhaft, ob es sich hierbei nicht um eine Vermehrung der Makrosporenmutterzellen handelt. Wie immer man sich bezüglich dieser Homologisierung entscheiden mag, so steht jedesfalls fest, daß eine Vermehrung der sporogenen Zellen konstatiert worden ist (*Arisaema* [90, p. 230], *Nephtytis Liberica* [14, p. 338]).

Was die Ausbildung der Makrosporen betrifft, weisen die Araceen ganz verschiedenartige Verhältnisse auf. In der Regel kommt die Vierzahl zur Entwicklung (z. B. *Philodendron Wendlandii* [41, p. 129], *Anthurium crystallinum* [39, p. 129]). In diesem Falle ist die Lage derjenigen Makrospore, die zur Weiterentwicklung gelangt, sehr wechselnd. Entweder kann es die oberste sein, die zum Embryosacke anwächst, wie z. B. bei *Anthurium crystallinum* (41, p. 129), *Dieffenbachia Segnine* (10, p. 7), oder die unterste, wie bei *Symplocarpus* (96, p. 7), oder eine beliebige, wie bei *Arisaema* (90, p. 232). Daß diese Fluktuation in der Lage der entwicklungsfähigen Makrospore hier ein Ausdruck der Entwicklungsförderung ist, kommt auch darin zum Ausdruck, daß es auch, was Rosendahl (96, p. 3) für *Symplocarpus* feststellen konnte, einen Fall gibt, wo alle vier Makrosporen sich weiter entwickeln können. In Anbetracht dieser scheinbar deutlichen Begünstigung dieser Stadien erscheint es auffallend, daß auch das Auftreten einer geringeren Anzahl von Makrosporen beobachtet wurde (*Spathyema*, 38, p. 135). Es ist aber wahrscheinlich, daß es sich hier ebenso, wie Rosendahl für *Symplocarpus* feststellen konnte, nur um eine Fehldeutung handelt,

indem bei einer nicht-linearen Anordnung der Makrosporen, die ja auch sonst bei den Araceen sehr häufig ist (z. B. bei *Arisaema* [90, p. 230], *Nephtytis Gravenreuthii* [40, p. 36]), eine außerhalb der Schnittebene liegende Zelle der Beobachtung entgangen ist. Schwieriger scheinen sich jedoch diejenigen Fälle erklären zu lassen, bei welchen die Makrosporenmutterzelle sich direkt in den Embryosack verwandelt. So liegt für *Lenna* eine Angabe von Caldwell vor (5, p. 57), daß »the primary sporogenous cell seems to develop directly into the megaspore...«. Für *Anthurium violaceum* konnte Campbell feststellen, daß aus der Arche-sporzelle zwei Zellen hervorgehen, deren innerste sich direkt in den Embryosack verwandelt (14, p. 331). Es bedarf aber noch der Bestätigung, ob die äußere als Tapetum gedeutete Zelle nicht auch eine Makrospore darstellt, da sie mehrere Kerne führt; in diesem Falle wäre es wahrscheinlich, daß wir es hier ebenso wie bei *A. crystallinum* mit einer Vierzahl von Makrosporen zu tun haben, deren zwei in einer anderen Ebene zu liegen kommen. Die gleiche direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle ist sonst auch für *Calla aethiopica* beschrieben worden (41, p. 136). Ob diese direkte Umwandlung, die hier nach Fig. 36, p. 137, tatsächlich vorzuliegen scheint, eine direkte Reduktion darstellt, läßt sich aber einstweilen noch nicht feststellen, da die Beschreibung mit dem Achtkernstadium abschließt. Es wäre von diesem Gesichtspunkt aus von Wert, zu wissen, ob nicht zu einem späteren Zeitpunkt eine Vermehrung der Kerne auftreten kann. In diesem Zusammenhange ist es vielleicht von Interesse, hervorzuheben, daß bei dieser Gattung ebenso wie bei *Ficus* Fälle abnormaler Entwicklung beobachtet worden sind, wo kein Embryosack zur Entwicklung gelangt, die Pflanze also steril bleibt. Fig. 41, p. 13, würde es nicht unwahrscheinlich erscheinen lassen, daß diese Reduktion des Embryosackes eine Folge der Konkurrenz mit den benachbarten Nucellarzellen darstellt, die eine so weitgehende Begünstigung ihrer Entwicklung erfahren, daß die Makrosporenmutterzelle nicht die Oberhand gewinnen kann. Bei *Synplocarpus* scheint die direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack nach dem Vorkommen

einer vergrößerten Kernzahl und der parallel auftretenden Weiterentwicklung von vier getrennten Makrosporen zu schließen, ein klarer Ausdruck begünstigter Entwicklung zu sein. Sollte es sich bei *Nephtytis Liberica*, was sehr zu bezweifeln ist, tatsächlich um eine direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack und nicht um eine Ausbildung vierkerniger Makrosporen handeln, so würde sich dieser Ausfall der Tetradenteilung ebenso wie die geringe Kernzahl durch die Konkurrenz mit den anderen in Weiterentwicklung begriffenen Makrosporen erklären. Auf analoge Weise würden auch die Verhältnisse bei *Aglaonema commutatum* (13, p. 670) zu begreifen sein. Jedesfalls ist aber die kausale Erklärung der verschiedenen Fälle direkter Umbildung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack noch eine vielfach ganz hypothetische, so daß eine Nachprüfung des Materials von diesem Gesichtspunkte aus sehr wünschenswert erscheint.

Die Förderung dieser Stadien kommt aber vor allem auch in der Ausbildung mehrerer Embryosäcke zum Ausdruck, wie sie in zahlreichen Fällen beschrieben worden sind. Ein solches Auftreten mehrerer Embryosäcke wurde bei *Arisaema triphyllum* (90, p. 233), bei *Aglaonema* (13, p. 670), ferner bei *Nephtytis Liberica* bereits (14, p. 338) beschrieben und ist für *Anthurium violaceum* (14, p. 331) und *Lysichiton* (10, Abb. 35) wahrscheinlich. In den meisten Fällen hat diese Begünstigung, wie sie in der Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen zum Ausdruck kommt, die Reduktion der einzelnen zur Folge. Daher gelangen in diesem Falle bei *Arisaema triphyllum* (90, Fig. 21, Taf. XIV) in jedem Embryosacke nur vier Kerne zur Entwicklung. Die gleichen Verhältnisse finden sich bei *Nephtytis* (14, p. 339) und *Aglaonema* (13, p. 669). In all diesen drei Fällen dürfte sich diese Reduktion ganz ungezwungen als eine sekundäre erklären lassen, die indirekt durch eine Förderung veranlaßt ist, wie sie in der Weiterentwicklung mehrerer Makrosporenzellen zum Ausdruck kommt. Ganz anders erscheinen aber die Verhältnisse bei *Lemna*. Hier verfällt einerseits ein bereits entwickelter Kern wieder der Reduktion und es liegt außerdem bisher noch keine Beschreibung für das

parallele Auftreten mehrerer Embryosäcke vor. Es kann sein, daß wir es auch hier mit einer infolge Förderung und vermehrter Konkurrenz bedingten Reduktion zu tun haben — und dafür würde die Ausbildung großer Endospermkerne bis zu einem gewissen Grade sprechen. Es kann aber auch sein, daß hier tatsächlich ein Fall primärer Reduktion vorliegt. Die erwähnte Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen, die eine Reduktion jeder einzelnen hervorruft, kann aber auch zu einer Vereinigung mehrerer Zellen führen, wobei es noch dahingestellt bleibt, ob die Wandbildung in diesem Falle überhaupt nicht mehr zustande kommt oder ob die Zellwände nach dem Auftreten wieder verschwinden. So wurde von Campbell (14, p. 340) für *Nephtytis* die Vermutung geäußert, daß »the definite embryosac is formed by the fusion of three primary ones« und (14, p. 341) indem er sagt: »It is not impossible that there was here an aggregation of several sacs and not a single one«. Auf die gleiche Erscheinung hat er auch bei *Aglaonema commutatum* hingewiesen, indem er (13, p. 671) bemerkt, »indeed it is quite impossible sometimes to be certain whether the structures present at the time of fertilization are all the products of a single embryosac«. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß sowohl *Aglaonema* als auch *Nephtytis* in einer Entwicklung begriffen sind, die zur Ausbildung eines sechzehnkernigen Embryosackes führt. Bei beiden Gattungen tritt eine fakultative Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen oder sporogener Zellen auf, wobei die Kernzahl jeder einzelnen ebenso wie dies beim sechzehnkernigen Embryosack der Fall ist, gerade infolge erhöhter Konkurrenz eine Reduktion erfährt. Campbell hat bereits selbst für *Aglaonema*, (13, p. 674) und für *Nephtytis* (14, p. 340) darauf hingewiesen, daß die Entwicklung des Embryosackes dieser beiden Gattungen auch in der Differenzierung der Kerne, in den Polaritätsverhältnissen etc. an *Peperomia*, respektive an *Gunnera* erinnert und daß sich diese Ähnlichkeit auch in der Verschmelzung mehrerer Kerne zum sekundären Embryosackkern (14, Abb. 57, Taf. XVII) ausspricht.

Eine ähnliche Vermehrung von Kernen scheint auch bei *Symplocarpus foetidus* aufzutreten, wo (96, p. 4) »in the

micropylar end of the embryosac are found at this stage of its development a number (4–6) of more or less darkly staining irregular bodies. They lie closely grouped just outside the four nuclei and are evidently the remnants of the other germinating megaspores«. Bei *Symplocarpus* findet sich also fakultativ durch Ausfall der Wandbildung eine Vereinigung mehrerer entwicklungsfähiger Makrosporen in einen Embryosack; zum Unterschied zu den Fällen, wo aus der gleichartigen Weiterentwicklung aller vier Makrosporen ein sechzehnkerneliger Embryosack hervorgeht, gewinnt hier jedoch die basale Makrospore die Oberhand, entwickelt scheinbar acht Kerne und ruft die Reduktion der den anderen Makrosporen angehörigen Kerne hervor. Es wäre nun aber wohl leicht möglich, daß hier nur eine kleine Variation im Zustande des umliegenden Gewebes dazu hinreicht, einen sechzehnkerneligen Embryosack zur Entwicklung kommen zu lassen.

Diese Vermehrung der Zellkerne im Embryosacke der Araceen ist darauf zurückzuführen, daß in einem früheren Stadium zur Zeit der Entwicklung der Makrosporen eine Begünstigung dieser Gewebe eintritt. Auch sonst ist aber vielfach eine Vermehrung der Zellkerne beschrieben worden, die jedoch auf eine zu einem späteren Stadium eintretende Förderung zurückgeführt werden dürfte. In diesem Falle sind es nur mehr die bereits ausgebildeten, dem Nahrungsstrom zunächst liegenden Antipoden, die eine besondere Entwicklung erfahren.

Was die Ausbildung der Antipoden bei den Araceen betrifft, so liegen neben der Feststellung der normalen Dreizahl eine Reihe von Angaben vor, die auf eine Zellvermehrung oder ein besonderes Wachstum der Zellen hinweisen. Angaben über eine solche Begünstigung der Antipoden liegen für *Arum*, für *Spathicarpa*, für verschiedene Arten von *Aglaonema*, für *Xanthosoma*, *Symplocarpus* und *Lysichiton* vor. Ich habe diesbezüglich bereits in meiner 1913 abgelieferten, 1914 erschienenen Arbeit (55, p. 92) darauf hingewiesen, daß es sich hierbei vielfach um eine fälschliche Deutung der morphologischen Befunde handeln dürfte.

»So ist es eine auffallende Erscheinung, daß innerhalb ein und derselben Familie einerseits, wie Gow es für *Arisaema* beschreibt, drei minimale Antipoden, bei *Nephtyhtis Liberica* nach Campbell sogar eine vollkommene Unterdrückung dieser Zellen auftreten soll, daß dagegen bei anderen Gattungen eine Vermehrung zu einem oft mächtigen Gewebe vor sich geht. Daß diese Vermehrung ferner wie bei *Spathicarpa* und *Lysichiton* erst nach erfolgter Befruchtung eintritt, bei *Symplocarpus* sogar im Falle des Ausbleibens der Befruchtung vollkommen fehlt. Diese Tatsachen allein würden jedoch noch nicht so erstaunlich erscheinen, wenn nicht die auffallende morphologische Übereinstimmung dieses sogenannten Antipodengewebes mit dem basalen Endosperm von *Anthurium* hinzutreten würde.«

Diese theoretischen Schlußfolgerungen scheinen mir aber jetzt nicht mehr so absolute Geltung zu besitzen wie damals. Eine vollständige Unterdrückung der Antipoden und eine gewebeartige Weiterentwicklung derselben dürfte nur in rein deskriptivem Sinne ganz heterogen erscheinen, sie können sich kausal auf die Wirkung der gleichen Ursache zurückführen und daher als Parallelfälle begreifen lassen. In beiden Fällen haben wir die Wirkung fördernder Einflüsse vor uns, diese machen sich aber zu einem früheren oder späteren Zeitpunkt geltend. Treten sie in einem früheren Entwicklungsstadium auf, so veranlassen sie die Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen und hierdurch indirekt eine Reduktion der Kernteilung jeder einzelnen, also den Ausfall der Antipoden. In dem anderen Fall aber, bei einem Auftreten der Förderung zu einem späteren Stadium, macht sie sich nur mehr als eine Begünstigung der Antipoden geltend. Daß diese Begünstigung ungefähr mit dem Zeitpunkt der Befruchtung zusammenfällt, wäre nicht nur als Variation verständlich, es wäre sogar auch möglich, daß gerade eine durch die Befruchtung zugeführte Nahrungsmenge diese Begünstigung der Antipoden hervorrufen kann. Daß andererseits eine morphologische Übereinstimmung zwischen den Antipoden und dem Endospermgewebe bestehen könnte, ließe sich wohl ungezwungen damit erklären, daß die gleichen fördernden Faktoren je nach dem

Zeitpunkte ihres Eintretens in dem einen Falle eine Vermehrung der Kerne und eine Anhäufung des Plasmas, respektive eine Vergrößerung der Antipoden, in dem anderen der Endospermzellen bewirkt. Ich möchte es mir jetzt zur Aufgabe machen, jeden einzelnen Fall möglichst bei Ausschaltung prinzipieller Gesichtspunkte zu betrachten, um, soweit es auf Grund des bisherigen Materials möglich ist, festzustellen, wie weit eine Umdeutung erforderlich ist. Für eine solche Umdeutung hat sich in neuester Zeit (89, p. 26) und zwar sehr entschieden auch Palm ausgesprochen, indem er sogar sagt, »obgleich die respektiven Autoren zu einem anderen Schlusse gelangt sind, läßt sich in vielen Fällen eine Umdeutung ihres Textes bequem vornehmen«, wobei er jedoch eine Beweisführung für seine Behauptung keineswegs für notwendig hält.

In seiner Beschreibung von *Spathicarpa* äußert Campbell, daß (13, p. 680) »The three small (antipodal) cells . . . at the time of fertilization are stimulated into active growth and show an extraordinary development. Not infrequently, in somewhat later stages, four or occasionally more antipodal cells are present, but it is probable that the increased number is due to a division of one or more of the original antipodal cells subsequent to fertilization. The small compressed antipodal cells . . . at the time of fertilization elongate rapidly to many times their original dimensions . . .«. Campbell weist selbst auf die große Übereinstimmung dieser Zellen mit den Endospermzellen hin, die zu einer Fehldeutung führen konnte, entschließt sich aber doch dazu, sie als Antipoden zu deuten. Die Abbildungen 40 und 42 (13, Taf. XXXII) scheinen auch in diesem Sinne zu sprechen, da der eine freie Kern oberhalb der großen chalazalen Zellen als Polkern zu deuten sein dürfte. Man müßte dann aber wohl annehmen, daß alle drei großen Zellen Antipoden vorstellen und daß im Gegensatz zu Campbell's Beschreibung in der Abbildung 42 (13) noch kein zelluläres Endosperm zur Entwicklung gelangt ist. Diese Abbildung scheint dann ebenso wie Abbildung 42 infolge Auftretens eines einzigen freien Kernes dafür zu sprechen, daß die Deutung der basalen Zellen als vergrößerter, wie aus Abbildung 43 zu ersehen wäre, teilungsfähiger Antipoden

berechtigt ist. Jedesfalls erscheint dieser Fall aber noch der Nachprüfung bedürftig. Sollte es sich hier trotzdem um Endospermzellen handeln, so würde die Lagerung des freien Kernes wohl dafür sprechen, daß eine Kammerung des Embryosackes durch eine Querwand vorliegen dürfte.

Für *Arum* findet sich diesbezüglich Hofmeister's oft zitierte Angabe (48, p. 148), daß »die großen Gegenfüßlerinnen der Keimbläschen meist zu dreien das chalazale Ende des Sackes erfüllen« und (48, p. 149) »eine sehr beträchtliche Größe erhalten«. Die für *Arum ternatum* und *maculatum* gegebenen Abbildungen geben gleichfalls kräftig entwickelte Antipoden wieder (49, Abb. 6 und 14, Taf. VII). Bei *Xanthosoma* sollen sich nach Gow (41, p. 131) fünf Antipoden finden. Ob es sich hier tatsächlich um solche handelt, läßt sich nicht feststellen. Da über die Stadien der Endosperm-bildung Angaben nicht vorliegen, könnte man vermuten, daß sich in Gow's Material nur jüngere Ovula befanden, was im Sinne seiner Deutung sprechen würde. Dieser Fall bedarf jedoch jedesfalls der Klärung.

Ein gleiches Auftreten geförderter Antipoden wurde auch für *Lysichiton* beschrieben. Der Vergleich der Befunde läßt es zwar, wie dargelegt, wahrscheinlich erscheinen, daß es sich hier um eine richtige Deutung handelt, macht aber eine Nachprüfung sehr erwünscht. Jedesfalls haben wir es hier mit stark vergrößerten, dicht mit Plasma gefüllten, großkernigen chalazalen Zellen zu tun. Das Verhalten von *Aglaonema* und *Nephtytis* zeigt auch in dieser Hinsicht viel Gemeinsames. Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei diesen beiden Gattungen je nach der Modifikation des Embryosackes auch verschiedene Modifikationen der Antipodenentwicklung, respektive der Endosperm-bildung auftreten. Wir dürften es bei *Aglaonema* ebenso wie bei *Nephtytis* in den Fällen, wo ein vierkerniger Embryosack ausgebildet wird, vielleicht mit einem stark differenzierten Endosperm zu tun haben, dessen basale Zellen durch Kerngröße und Plasmagehalt ausgezeichnet sind, während der Nahrungsstrom, der die Differenzierung verursacht, dagegen dort, wo Antipoden, vielleicht auch eine große Zahl von Kernen zur Ausbildung gelangen, diesen Kernen des Embryo-

sackes zugute kommt und vor allem die Weiterentwicklung dieser Kerne veranlaßt.

Aglaonema und *Nephtlytis* würden dann auch in dieser Hinsicht verschiedene Modifikationen umfassen, deren jede einzelne sonst für ganze Gattungen charakteristisch zu sein scheint. Diese Verhältnisse bedürfen jedoch der Nachprüfung und Ergänzung. Wie immer sich jedoch die Frage nach der Homologisierung der chalazalen Zellen beantworten mag, so steht es fest, daß bei den Araceen in einer ganzen Reihe von Fällen ein besonders ausgebildetes Gewebe an der Chalaza des Embryosackes zur Entwicklung kommt. Dieses ist entweder aus wenigen mächtigen Zellen aufgebaut wie bei *Spathi-carpa*, *Nephtlytis*, *Lysichiton*, ferner bei *Arum*, wo ihre Antipoden-, bei *Pothos*, wo ihre Endospermnatur außer Zweifel steht, oder es setzt sich aus einer größeren Zahl mäßig vergrößerter Zellen zusammen, die durch einen dichten Plasma-gehalt und die besondere Größe ihrer Kerne charakterisiert sind, wie bei *Symplocarpus*, *Xanthosoma* und *Aglaonema*. Diese Differenzierung des Endosperms, respektive die Förderung der Antipoden, ist jedesfalls eine Folge günstiger Ernährungsbedingungen.

Wie weit wir es hier tatsächlich mit einer Förderung der Antipoden zu tun haben, bedarf, wie bereits dargestellt, erst der Nachprüfung. Sollte sich diese Deutung jedoch bestätigen, so kommt in dieser Mannigfaltigkeit der Verhältnisse eine Verschiebung der Entwicklungsförderung in dem Sinne zum Ausdruck, daß sie sich entweder vor oder nach der Endosperm-bildung geltend macht. Hierbei handelt es sich allerdings nur um einen geringen Zeitunterschied. Weitere Forschung wird auch erst ergeben müssen, wie weit diese Verschiebung trotzdem von systematischer Bedeutung ist, wie weit nämlich eine Verspätung, respektive ein früheres Einsetzen derselben innerhalb der einzelnen Art, respektive der ganzen Familie regelmäßig auftritt, einen Ausdruck von größerer Ursprünglichkeit, respektive Abgeleitetheit darstellt.

Dieser Vergleich dürfte wohl ergeben, daß die Verhältnisse bei den Araceen in Wirklichkeit nicht ganz so wild und regellos sind, wie sie auf den ersten Blick erscheinen, wo man sie beinahe

als Einwand gegen die Möglichkeit einer embryologisch-systematischen Methode betrachten möchte. Wir haben es bei dieser Familie zwar mit einer ganz einzigartigen Mannigfaltigkeit dieser Stadien zu tun, diese Mannigfaltigkeit dürfte sich jedoch als Ausdruck der gleichen Entwicklungstendenz begreifen lassen. Wir dürften es hier allgemein mit einer Förderung zu tun haben. Diese Förderung kommt in dem Auftreten eines mehrzelligen Arche-spors mit mehreren entwicklungsfähigen Archesporzellen wie bei *Aglaonema* und *Arisaema*, in der fluktuierenden Lage des Embryosackes innerhalb der Tetrade bei ein und derselben Gattung wie bei *Arisaema*, aber auch in der ungleichen Lage der entwicklungsfähigen Makrosporen bei verschiedenen Gattungen wie *Anthurium* und *Symplocarpus* zum Ausdruck. Sie ist ferner nicht weniger aus der Entwicklungsfähigkeit mehrerer Makrosporen einer Tetrade zu getrennten Embryosäcken wie bei *Aglaonema* und *Nephtthytis* als aus der Verschmelzung mehrerer getrennter Makrosporen zu vielkernigen Embryosäcken zu erkennen. Sie findet auch in der Förderung des chalazalen Gewebes, ob dieses nun als Antipodenkomplex oder als chalazales plasmareiches Endosperm zu verstehen ist, ihren Ausdruck. Gegenüber diesen Modifikationen eindeutiger Förderung finden sich jedoch auch Reduktionen angegeben. Die Frage ist nun die, ob diese Reduktionen primär erscheinen oder ob sie sekundär, gerade als Konsequenz der Förderung aufzufassen sind. In diesem Sinne läßt sich das Auftreten vierkerniger Embryosäcke bei *Aglaonema*, *Arisaema* und höchstwahrscheinlich auch bei *Nephtthytis* verstehen, indem die Weiterentwicklung benachbarter Makrosporen durch ihre Konkurrenz zu dieser Reduktion der einzelnen führt. Nur der Fall von *Lemna* läßt sich einstweilen trotz der starken Vergrößerung zweier chalazaler Endospermzellen noch nicht im Sinne dieser absoluten Einheitlichkeit der Entwicklung deuten. Eine weitgehende Reduktion, die zu dem Fehlen jeder Embryosackanlage führt, ist ferner bei *Lemna* ebenso wie bei *Calla* beobachtet worden. Es steht noch die Frage offen, ob wir es hier nicht mit einer Entwicklung im Sinne von Parthenocarpie zu tun haben und ob diese gerade in Anbetracht der sonst so offenbaren Förderung dieser Stadien bei den Araceen

besonders auffallende Reduktion nicht auf solche Hemmungen zurückzuführen sind, die gerade eine solche Parthenocarpie auszulösen vermögen.

Der Fall von *Pandanus* ist auf Grund des vorliegenden Materials nicht ganz verständlich; es sind ja auch von Campbell weitere Angaben in Aussicht gestellt worden. Was die Ausbildung des Archespors betrifft, so findet sich seine Angabe für *P. odoratissimus* (15, p. 214), wo »All of the cells surrounding the embryo-sac differ more or less from the outer nucellar tissue, having more watery contents and sometimes rather larger nuclei. They are probably concerned to some degree with the nutrition of the embryo-sac, and sometimes this central mass of tissue suggests a mass of sporogenous cells; and it is not impossible that it really may represent a mass of sporogenous tissue of which only one cell gives rise to the spores«. Die weiteren Stadien liegen bei *Pandanus Artocarpus* vor (15, p. 210), wo »The sporogenous cell divides by transverse division into two cells, of which the lower is the larger and becomes the embryo-sac. The upper cell, divides again into two by a vertical wall and these two small cells persist with little change for a long time...Pandanus... differs from Peperomia and Gunnera in the formation of three cells which may be interpreted as megaspores instead of having the sporogenous cell develop directly into the embryo-sac...«. Daß wir es hier tatsächlich mit einer Ausbildung mehrerer Makrosporen zu tun haben, bedarf jedoch noch der cytologischen Bestätigung. Es wäre auch möglich, daß hier wie auch sonst in der Literatur bereits angedeutet, die gleichen Verhältnisse wie bei *Typha* vorliegen, wo die beiden analogen, an dem mikropylaren Ende des Embryosackes liegenden Zellen von Schaffner als Tapetum gedeutet worden sind. Sollte sich diese Vermutung jedoch nicht bestätigen, so steht auch noch die Frage offen, ob wir es hier nicht mit einer Mannigfaltigkeit der Verhältnisse in dem Sinne zu tun haben, daß einerseits eine direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in Verbindung mit einer größeren Kernzahl, andererseits eine Ausbildung zellularer Makrosporen mit einer Achtzahl von Kernen auftreten kann. Wenn es sich hier tatsächlich um eine

Ausbildung von Tetradenzellen handelt, so bedarf es auch noch der Untersuchung, ob hier wirklich nur eine Dreizahl von Makrosporen zur Entwicklung kommt. Solange diese Entwicklungsstadien nicht geklärt sind, bleibt es unentschieden, ob wir in dem Embryosacke von *Pandanus*, wie auch sonst bereits vermutet, nicht ein weiteres Beispiel eines sechzehnkernigen Embryosackes vor uns haben. Dafür, daß hier tatsächlich ein sechzehnkerniger Embryosack vorliegt, scheint unter anderem auch die fakultative Vermehrung der Polkerne zu sprechen (16, p. 294), die bei *Pandanus odoratus* die Sechszahl erreichen können.

Was die Verhältnisse im Embryosacke selbst betrifft, so konnte Campbell diesbezüglich für *P. artocarpus* feststellen (15, p. 212), daß »at the micropylar end... there are two nuclei while at the chalazal end there are twelve nuclei... In most cases observed there was no apparent differentiation of the micropylar cytoplasm, but in a very few instances... there was a slight indication of what looked like the separation of an egg-cell and synergid...« Für *P. coronatus* ist dagegen das Auftreten von zwei Synergiden und einer Eizelle, von zwei bis sechs Polkernen und einem Antipodengewebe beschrieben worden »the exact number of which was not ascertained«, dessen Zahl jedoch jedesfalls so groß ist, daß in einer Schnittebene (16, Abb. 5, p. 294) einundzwanzig Zellen sichtbar werden. Ob diese bedeutende Vermehrung der Antipoden völlig vor oder ob sie zumindest teilweise erst nach der Zellbildung eintritt, läßt sich aus den Angaben nicht entnehmen. Soviel steht aber fest, daß »It is thus evident that at the time of fertilization the embryo-sac of Pandanus has a very much larger number of cells than that of the typical angiosperms this being shown both in the increased number of antipodal cells and that of the ‚polar‘ nuclei« (16, p. 295).

Die Klärung der Verhältnisse bei den Pandanaceen wäre gewiß von manchen Gesichtspunkten aus von großem Interesse. Es bedarf der Feststellung, ob wir es hier mit einem fakultativen oder mit einem konstanten Auftreten eines sechzehnkernigen Embryosackes zu tun haben, ob stets mit dem

Produkt einer einzigen Makrospore, es bedarf ferner der Klärung, wie weit die gegenüber dem Normalfalle absolute Förderung der Chalaza ausschließlich vor oder teilweise auch nach der Wandbildung auftritt. Wie immer sich diese Fragen klären, so muß dieser Embryosack als Ausdruck günstiger Ernährungsverhältnisse aufgefaßt werden. Diese Begünstigung kommt scheinbar schon in der Ausbildung eines Archesporgewebes und in der Vermehrung der chalazalen Kerne, respektive Zellen, eventuell, wenn die Nachuntersuchungen dies bestätigen sollten, in der Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen zum Ausdruck.

Über die ersten Stadien der Entwicklung fehlen bei den *Sparganiaceae* noch die Angaben. Auch die Verhältnisse bei der Entwicklung von Antipoden und Endosperm bedürfen einerseits der Ergänzung, andererseits der Nachprüfung. Zur Zeit der Befruchtung beginnt an der Chalaza die Entwicklung eines Gewebes, das bis zu einer Mächtigkeit von hundert-fünfzig Zellen heranwachsen kann. Dieses Gewebe wurde von Campbell als Antipodengewebe gedeutet (7, p. 304), es wurde jedoch bereits darauf hingewiesen, daß hier eine Fehldeutung vorliegen kann (112, p. 33). Tischler begründet seine Vermutung damit, »daß die angeblichen Antipoden von *Sparganium* sich hier ebenfalls erst nach der Befruchtung zum starken Zellkomplex vermehren sollen« und daß »die äußere Ähnlichkeit zweier morphologisch ungleichwertiger Zellelemente eine sehr verwunderliche wäre.« Diese beiden Argumente waren es vor allem auch, die mich zu der Vermutung führten, daß wir es bei *Sparganium* ebenso wie bei manchen Araceen (55, p. 93 und 95) mit einer Fehldeutung dieser Stadien zu tun haben, prinzipielle Gründe, die mir jetzt nicht mehr so zwingend erscheinen. Wenn man aber von diesen prinzipiellen Gründen absieht, so ergibt ein genauer Vergleich der Befunde bei *Sparganium* ebensowohl Momente, die für die eine wie auch solche, die für die andere Deutung sprechen. Auffallend erscheint es, daß gerade eine Gattung, die nach Campbell (7, p. 301) ein so bedeutendes Antipodengewebe zur Entwicklung bringt, zur Zeit der Reife durch eine besonders geringe Größe der Antipoden charakterisiert

ist, so daß diese häufig nicht einmal mit Sicherheit festgestellt werden konnten, wenn auch nichts dafür zu sprechen schien, daß sie gänzlich fehlen. Auch Abb. 68, Taf. XLVIII (7) dürfte vielleicht im Sinne der Ausbildung eines chalazalen Endospermgewebes, und zwar außerdem zugunsten einer chalazalen Endospermkammer sprechen. In diesem Sinne würde sich auch Abb. 26 und 36 (7) sehr wohl, wenn auch nicht notwendig umdeuten lassen und die merkwürdige Wandbildung in Abb. 69 könnte diese Auffassung unterstützen. Dagegen würde der Verlauf der Kontur in Abb. 30 kaum zugunsten einer einheitlichen Trennungswand sprechen. Abbildung 5, Taf. I (6) würde sich jedoch wegen der großen Entfernung des Endospermkernes von den chalazalen Zellen eher durch eine Vergrößerung der Antipoden erklären lassen. Eine Reihe von Abbildungen lassen sich im Sinne beider Auffassungen deuten. Es läßt sich daher bisher noch nicht mit Sicherheit aussagen, ob bei *Sparganium* ein mächtiges Antipodengewebe oder ein chalazaler Endospermapparat zur Ausbildung gelangt. Das eine steht jedoch fest, daß die Vermehrung erst nach dem Auftreten der Wandbildung stattfindet, was für den Fall, daß es sich um Antipoden handelt, von Bedeutung ist. Sollte hier aber Endosperm vorliegen, so ist es bemerkenswert, daß hier im oberen Teile des Embryosackes ein nuklearer Wandbelag zur Ausbildung kommt. Es entgeht meinem Urteil, wie weit ein solcher Wandbelag überhaupt in Verbindung mit einem basalen zellularen Endosperm auftreten kann und wie weit er ein notwendiges Argument dafür bildet, daß das chalazale Gewebe hier entweder durch eine den Embryosack in zwei Kammern teilende Wand abgetrennt wird oder daß es Antipoden darstellt. Die gleiche Schwierigkeit der Deutung findet sich sonst nur bei *Symplocarpus*, wo gleichfalls ein nuklearer Wandbelag in Verbindung mit einem eventuell als zellularem Endosperm zu deutendem chalazalen Gewebe auftritt, während bei den Araceen sonst nukleares Endosperm auftritt, das wie bei *Arisaema* und *Dieffenbachia Daraguiniana* den ganzen Embryosack, bei *Pothos* die mikropylare, das einzellige, Haustorium überlagernde Kammer erfüllt. Jedesfalls ist aber aus der Tatsache, daß bei den *Sparganiaceae* ein solches

chalazales plasmareiches Gewebe zur Ausbildung gelangt, klar zu ersehen, daß in diesem Stadium günstige Ernährungsverhältnisse auftreten. Ob diese Förderung sich aber wie bei *Pandanus* als Vermehrung der Antipoden oder als Anhäufung plasmareicher Endospermzellen an der Chalaza äußert, bedarf noch der Nachprüfung.

Das Verhalten von *Typha* ist, was die hier behandelten Stadien betrifft, nicht vollkommen geklärt. Schaffner konnte für diese Gattung im Gegensatz zu vorhergehenden Untersuchungen feststellen, daß die Makrosporenmutterzelle sich direkt in den Embryosack verwandelt (97, p. 97), weist aber selbst auf die Schwierigkeit dieser Feststellung hin, indem eine Reihe anstoßender Nucellarzellen »in size, structure, and staining reaction agree so closely with the macrospore-mother-cell«, daß eine Verwechslung leicht möglich erschien. Die Antipoden dürften, aus dem Fehlen der Membranbildung (97, p. 98) zu schließen, nur schwach entwickelt sein, obwohl infolge des Fehlens der späteren Stadien keine endgültigen Schlußfolgerungen gezogen werden können. Nähere Angaben über ihr Verhalten und über die Art der Endospermbildung erscheinen jedoch sehr notwendig. Wenn sich bei dieser Gattung tatsächlich eine Reduktion der Antipoden finden sollte, so wäre es auch von Interesse festzustellen, ob zwischen ihrer Reduktion und dem Verhalten der den Makrosporen ähnlichen an den chalazalen Pol anschließenden Nucellarreihe ein Zusammenhang besteht.

Die verschiedenen Modifikationen dieser jungen Stadien der Embryosackentwicklung bei den hier betrachteten Spadicifloren miteinander in Beziehung zu bringen, bereitet nicht nur wegen der besonderen Mannigfaltigkeit der Verhältnisse, die sich sogar in dem Auftreten verschiedener Modifikationen bei einundderselben Art ausspricht, so große Schwierigkeiten, sondern vor allem deshalb, weil die Angaben selbst vielfach erst der Nachprüfung und außerdem auch der Ergänzung bedürfen. Trotzdem scheint es bereits jetzt schon möglich zu sein, die ganze Mannigfaltigkeit der Verhältnisse dadurch gewissermaßen zu vereinfachen, daß man sie als Ausdruck der gleichen Tendenz

auffaßt, so daß die Modifikationen sich nur aus den Schwankungen der Eintrittszeit gewisser Faktoren und aus dem Grade ihrer Intensität ergeben.

Wir dürften es nämlich bei den Spadicifloren stets mit einer Förderung der Entwicklung zu tun haben. Diese Förderung kann bereits zur Zeit der Archesporbildung auftreten wie bei manchen Araceen, wo sich aus mehreren Archesporzellen Makrosporenmutterzellen entwickeln können, oder wie bei den Pandanaceen und bei *Typha*, wo einige an die Archesporzelle angrenzende Nucellarzellen eine besondere Entwicklung erfahren. Sie kommt ferner wie bei manchen Araceen in dem Fluktuieren der Entwicklungsfähigkeit und in der Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen, sei es in Form getrennter Embryosäcke, sei es in ihrer Verschmelzung zu einem vielkernigen Embryosack, zum Ausdruck. Diese Förderung kann gerade eine Reduktion der Teilungszahl in dem Sinne bedingen, daß die benachbarten getrennten Embryosäcke nur eine Vierzahl der Kerne, das Verschmelzungsprodukt nur sechzehn Kerne aufweist. Ob wir den gleichen Fall von Verschmelzung auch bei den Pandanaceen finden, ist noch die Frage. Sollte dies der Fall sein, so schließt sich diese Gattung damit an bestimmte Modifikationen von *Aglaonema* und *Nephtytis* an, wo bei einer Verschmelzung mehrerer Makrosporen und dem Auftreten eines vielkernigen Embryosackes auch gleichfalls eine Vermehrung der basalen Kerne, respektive Zellen auftreten dürfte. Sollte der Embryosack von *Pandanus* aber tatsächlich nicht durch direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle hervorgehen, sondern sollte er sich aus einer einzigen Makrospore entwickeln, so haben wir es hier mit einer Begünstigung der Chalaza zu tun, wobei es noch der Feststellung bedarf, ob sämtliche Antipoden sich vor der Wandbildung entwickeln oder ob nachträglich eine Teilung der Antipodenzellen stattgefunden hat. Eine analoge Förderung der Antipoden in Form eines besonderen Größenwachstums steht auch für *Arum*-Arten fest; sie ist ferner sowohl als Vermehrung wie als Größenwachstum bei einer ganzen Reihe von Araceen beschrieben worden, doch dürften wir es hier in manchen Fällen mit einer Fehldeutung zu tun haben, indem

Endospermzellen als Antipoden gedeutet wurden. Wie immer sich die Frage der Homologisierung aber klären mag, so stellt das Auftreten eines vielzelligen, plasmareichen Gewebes an der Basis ebenso wie die Ausbildung mächtiger chalazaler Zellen, mögen diese wie bei *Arum maculatum*, *ternatum* und *orientale* scheinbar tatsächlich Antipoden darstellen oder mag ihre morphologische Bedeutung wie bei *Lysichiton*, *Nephtytis* und *Spathicarpa* noch ungeklärt sein, einen klaren Ausdruck der Förderung dar. Wenn die Frage nach der Homologisierung des chalazalen Gewebes momentan aber auch noch nicht beantwortet werden kann, so ist ihre Klärung doch von außerordentlichem Interesse. Soviel dürfte aber jetzt schon feststehen, daß es bei den Araceen nicht möglich ist, die Modifikationen des Endosperms allein, losgelöst von allen anderen Merkmalen für systematische Zwecke zu verwerten. Diesen Weg kann man dort einschlagen, wo die ersten Stadien eine Konstanz aufweisen und die Modifikationen des Endosperms daher keine notwendigen Korrelationen der Modifikationen der ersten Stadien darstellen, sondern einen direkten Ausdruck der Entwicklung. Ganz anders stellen sich dagegen die Verhältnisse bei den Araceen dar, wo die gleiche Ursache infolge der Variation der ersten Stadien zur analogen Weiterentwicklung verschiedenartiger Gewebe führt, indem der günstige Nahrungsstrom mit anderen Worten dort, wo Antipoden zur Ausbildung gelangen, die mächtige Entwicklung dieser Zellen hervorruft, dagegen dort, wo Antipoden fehlen, dem Endosperm zugute kommen kann. Die morphologische Übereinstimmung bildet hier daher keinen Beweis für das Bestehen einer Homologie. Daraus folgt, daß der Nachweis eines starken Antipodengewebes bei *Pandanus* auch als Präzedenzfall noch nicht für die Notwendigkeit einer Umdeutung des analogen Gewebes verwandter Formen entspricht. Trotzdem kann dies keinesfalls als Argument gegen die systematische Verwertung des Endosperms bei den Spadicifloren angesehen werden; es folgt daraus nur die Notwendigkeit einer Mitberücksichtigung der ersten Stadien, daher eine besondere Schwierigkeit der Handhabung dieses Merkmals. Daß jedoch der großen Mannigfaltigkeit der Endosperm-

verhältnisse, wie sie in dem Zeitpunkt der Wandbildung, in der Lage und Zahl der gebildeten Zellwände und in der Größe der Kerne, respektive der Zellen bei den Spadicifloren zum Ausdruck kommt, von systematischer Bedeutung ist, wird eine künftige Nachprüfung ohne Zweifel leicht ergeben. Hier war es dagegen meine Aufgabe die Modifikationen des Embryosackes von manchen Araceen und von *Pandanus* zu den anderen Modifikationen des Embryosackes bei den Spadicifloren in Beziehung zu setzen.

Ein Vergleich der *Contortae* bezüglich der hier behandelten Merkmale ergibt folgende Verhältnisse: Unter den Buddleiaceen hat Dop (29, p. 11) bei *Buddleia curviflora* eine einzige subepidermale Archesporzelle und ebenso wie bei den meisten Scrophulariaceen eine vollkommene Tetrade nachgewiesen, deren unterste Makrospore sich zum Embryosack entwickelt. Die Antipoden sind sehr klein und weisen nur eine sehr kurze Lebensdauer auf (29, p. 46).

Unter den *Gentianaceae*, deren Archespor er nicht beschreibt, hat Johow bei verschiedenen Arten der Gattung *Toyria* eine Makrosporenmutterzelle festgestellt, aus der vier Makrosporen hervorgehen, deren oberste sich zum Embryosack entwickelt (64, p. 520). »Die Bildung des Eiapparates und der Antipoden geht, abgesehen davon, daß die letzteren bei *T. uniflora* und *tenella* nicht im äußersten Grunde des Embryosackes, sondern in mittlerer Höhe desselben inseriert werden, ganz in der typischen Weise vor sich... An Stelle des einen normaler Weise vorhandenen sekundären Embryosackkerns beobachtet man nicht selten eine Überzahl von Kernen (sechs bis acht), die wohl auf nachträgliche Vermehrung der Antipodenkerne zurückzuführen ist.« Auffallend ist es jedesfalls, daß es bei *Toyria* die oberste Makrospore ist, die sich zum Embryosack entwickelt, daß aber trotz dieser Lage eine vermehrte Anzahl von Antipoden auftritt. Diese Lage muß nun aber bedingen, daß die unteren Makrosporen sogar in dem Fall eine Zeitlang als Konkurrenten wirken, daß sie, worüber Angaben nicht vorliegen, nur ganz ephemer auftreten. Wenn aber diese Weiterentwicklung der Antipoden auch erst zu einem späteren Stadium erfolgen

sollte, so dürften sie wohl trotzdem voraussetzen, daß sich zu einem früheren Zeitpunkt günstige Verhältnisse für die basale Embryosackhälfte finden, was in Anbetracht des Persistierens chalazaler Makrosporen bemerkenswert ist. Im Sinne einer kausalmechanischen Betrachtung scheint der Fall von *Voyria* daher sehr der Nachprüfung bedürftig zu sein. Für eine Reihe von Arten der Gattung *Gentiana* liegen wohl für die ersten Entwicklungsstadien keine Beschreibungen, dagegen aber genaue Angaben über die Antipoden vor. »Dans la plupart des cas, les antipodes, pourvues d'une membrane très délicate, sont petites et réduites pour ainsi dire à leur noyau. Toutefois le nombre de ces noyaux est généralement supérieur à trois. Nous en avons observé jusqu'à neuf dans la *G. lutea* L., quatre dans le *G. asclepiadea* L., cinq dans le *G. nivalis* L. Dans les *G. Cruciatea*... les noyaux sont un peu plus gros que dans les espèces précédens et on peut on compter au moin huit dans les *G. cruciatea*... Dans les *G. ciliata* et *crinita* les antipodes, toujours au nombre de trois, sont représentées au contraire par de cellules volumineuses... Le cas le plus intéressant nous est fourni par les *G. campestris* L., *G. germanica* Willd., *G. amarella* L., *G. tenella* Rott.,... où les antipodes, toujours nombreuses, atteignent des dimensions considérables... dans le *G. germanica* on peut en voir bientôt près d'une douzaine tapissant ainsi presque complètement le sac embryonnaire... Les *G. germanica* et *G. amarella* présentent, à peu de chose près, les même caractères que le *campestris*. Nous avons pu chez toutes observer douze à seize antipodes« (43, p. 104). Diese Darstellung ergibt, daß die Antipoden bei der Gattung *Gentiana* eine sehr ungleiche Entwicklung erreichen, indem sie entweder als zahlreiche kleine Zellen oder wohl im Verhältnis zu diesen Fällen in geringerer Zahl, dagegen aber wie auch an Abb. 8, p. 106 zu ersehen, in außerordentlich mächtiger Größe zur Ausbildung kommen, oder endlich als zahlreiche stark vergrößerte Zellen auftreten können. Dieses Verhalten dürfte wohl auf eine Förderung dieser Stadien zurückzuführen sein.

Bei den *Apocynaceae* haben Frye und Blodgett (35, p. 51) die Ausbildung von vier Makrosporen beschrieben, von welchen jede einzelne sich zum Embryosack weiter entwickeln kann. Weitere Angaben bezüglich der hier betrachteten Merkmale wurden von ihnen nicht gemacht.

Bei den *Asclepiadaceen* gelangen sehr verschiedenartige Verhältnisse zur Entwicklung. Das Archespor, das in den meisten Fällen, ebenso wie bei den *Apocynaceen* und *Buddleiaceen* einzellig ist, weist bei *Asclepias*-Arten nach Frye (34, p. 398) manchmal auch eine Vermehrung auf. Was die Makrosporen betrifft, so finden sich ganz verschiedenartige Modifikationen vor. Sie können in Vierzahl wie bei *Asclepias*-Arten auftreten. In diesem Falle ist es wohl am häufigsten die basale, die zur Weiterentwicklung gelangt, aber es kann auch jede andere an ihre Stelle treten. In A. Sullivantii... all were seen to form sacs except the first, and very probably that could be found... Occasionally one finds two megaspores growing alike, but that one is finally crowded out is evident from the absence of more than one mature embryosac... (34, p. 400). Diese Übereinstimmung im Verhalten der Makrosporen bei den von ihm untersuchten *Asclepiadaceen* geht so weit, daß Frye erklärt »Among the *Asclepiadaceae*, ... therefore, we find one of the strongest arguments for homologizing the row of four cells in the ovule with the tetrad of microspores« (33, p. 400). Dieses Verhalten von *Asclepias* ist in Anbetracht dessen doppelt auffallend, als Chauveaud bei *Vincetoxicum* (20, p. 61) nachweisen konnte, daß »... la cellule sous-épidermique d'abord semblable à ses voisines s'est ainsi transformée directement en sac embryonnaire«. Ganz ungewöhnliche Verhältnisse haben auch die Untersuchungen Dop's ergeben. Für *Araujia albens* findet sich diesbezüglich folgende Beschreibung (30, p. 251): »La cellule mère primordiale se divise en quatre cellules filles par trois cloisons perpendiculaires à son axe... Deux de ces cellules se fusionnent une cellule unique où se forment l'oosphère, les synergides et le noyau secondaire du sac. Les deux autres donnent naissance par division de l'une d'elles aux antipodes... Die gleichen Verhältnisse hat er auch (28, p. 801)

bei *Stapelia variegata* beschrieben. Anders verhalten sich nach Dop jedoch (30, p. 251) *Asclepias*, *Marsdonia* und *Gomphocarpus*, wo »la cellule mère primordiale du sac embryonnaire se divise seulement en trois cellule filles«. *Oxypetalum coeruleum* weist ebenso wie diese Gattungen nur drei Makrosporen auf; die Untersuchungen der weiteren Stadien ergeben, daß »ici il ne se forme jamais trois antipodes: la cellule opposée en micropyle ne donne naissance qu'à deux cellules filles qui entre rapidement en régression: Leur noyau se fragmente, leur protoplasma disparaît et à l'état adulte le sac embryonnaire est réduit à l'oosphère, aux synergides et au noyau secondaire« (30, p. 252). Was diese auffallende Übereinstimmung von *Oxypetalum* mit *Stapelia* und *Araujia* bezüglich der Kernzahl des Embryosackes betrifft, so läßt sie es nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß die Ähnlichkeit zwischen diesen Gattungen noch weitergeht, daß wir es auch hier ursprünglich mit einer Vierzahl von Makrosporen zu tun hatten, deren zwei verschmelzen und den Embryosack bilden. Ob auch sonst die Dreizahl der Makrosporen bei den Asclepiadaceen sich durch Verschmelzung, durch Abstammung von einer solchen Form mit verschmelzenden Makrosporen oder ob sie sich auf andere Weise erklärt, muß noch dahingestellt bleiben. Diese Typen, welche zwischen zwei Makrosporen eine Zellwand zur Entwicklung bringen, die wieder verschwindet, bilden aber gewissermaßen eine morphologische Zwischenstufe zu dem von Chauveaud bei *Vincetoxicum* beschriebenen Verhalten.

In diesem Zusammenhang soll ferner noch hervorgehoben werden, daß Frye (34, p. 402) in zwei Ovula einer *Asclepias*-Art an der Basis des Embryosackes das Auftreten von Tracheiden nachweisen konnte und auf ihr analoges Vorkommen bei *Castanea* und *Casuarina* hindeutete. »In this connection it may be noted that in two ovule a tracheid was observed near the base of the embryosac and slightly projecting into it, showing that the thickening of their walls had occurred before the sac had reached its full development... The occurrence of a tracheid near to such a rapidly enlarging embryosac raises the question whether increased conduction

had not been the cause of its formation.« Es liegt nun die Annahme sehr nahe, daß diese Tracheiden bei *Asclepias* ebenso wie bei *Castanea* und *Casuarina* durch Umwandlung persistierender Makrosporen entstanden sind, die auf diese Weise eine andere Funktion übernehmen. Die Lage derselben, wie sie in (34) Abb. 48, Taf. XV wiedergegeben ist, würde diese Vermutung bestätigen. Dies bedarf jedoch noch weiterer Untersuchung.

Was die Anzahl von Kernen im reifen Embryosack der Asclepiadaceen betrifft, herrscht bei den untersuchten Formen eine nicht minder große Mannigfaltigkeit. Bezüglich der Gattung *Asclepias* fand Frye (34, p. 402), daß »occasionally one finds more than three antipodials, but it is quite the exception and only once were fewer than three noted«. Diese scheinbare große Mannigfaltigkeit der Antipodenzahl, die nach der Beschreibung sowohl unter die Dreizahl hinuntersinken, sowie weit über dieselbe hinausgehen soll, bedarf aber entschieden der Erklärung. Wenn es sich hier, wie wohl anzunehmen, nicht um eine Fehldeutung handelt, indem nur ein Schnitt einer laufenden Serie vorlag, der bloß zwei Antipoden aufwies, so ist es möglich, daß sich diese Divergenz damit erklärt, daß der Embryosack sich je nach Lage und Zahl der zur Weiterentwicklung gelangenden Antipoden verschieden verhält. Der fakultativen Vermehrung der Antipoden bei *Asclepias* entspricht eine Vermehrung der mikropylaren Zellen bei *Vincetoxicum*. Chauveaud gibt diesbezüglich an (20, p. 88): »c'est rarement que l'on trouve un seul oeuf dans le sac embryonnaire du V. medium... Les dernières formés de ces oeufs sont dans la partie étranglée du sac, qui se prolonge dans le canal micropylaire... J'ai pu observer ainsi ces oeufs aussitôt après la fécondation, mais je n'ai pu constater les divisions qui donnent naissance aux cellules femelles dont ils proviennent. Toutefois je suis porté à admettre que ces cellules dérivent de la division des noyaux placés au sommet du sac«. Wir haben es hier daher augenscheinlich mit einem der seltenen Fälle zu tun, wo es gerade die mikropylaren Kerne sind, die gegenüber dem Normalfall eine Vermehrung erfahren. Es liegt nahe, diese Bevorzugung der

mikropylaren Kerne bei *Vincetoxicum* von der gleichen Ursache abhängig zu machen, die auch veranlaßt, daß die Entwicklungsfähigkeit der Makrosporen schon innerhalb der Gattung *Asclepias*, vor allem aber bei *Gomphocarpus*, *Araujia* und *Stapelia* eine Verschiebung gegen die Mikropyle zu erfährt. Im Gegensatz zu dem Verhalten dieser Formen, die entweder eine Förderung der mikropylaren oder der chalazalen Kerne aufweisen, steht das Verhalten von *Stapelia*, *Araujia* und *Gomphocarpus*, wo Dop nur eine Vierzahl von Kernen feststellen konnte. Der Entwicklungsvorgang ist von Dop (30, p. 251) für *Stapelia* sehr ausführlich beschrieben worden. Die Teilungsfolge bei der Makrosporenbildung ist hier bereits auffallend, indem »les trois cloisons se forment successivement du milieu de la cellule mère primordiale du sac, vers son extrémité micropylaire«. Aus der apikalen Makrospore geht nun der Eiapparat und der obere Polkern aus der folgenden Makrospore der untere Polkern hervor. Nach Rückbildung der trennenden Makrosporenwand verschmelzen die beiden Polkerne. Wir erhalten auf diese Weise das Bild eines vier-, respektive fünfkernigen Embryosackes. Während dieser Vorgänge in den beiden oberen Makrosporen hat sich die chalazale Makrospore durch Ausbildung einer der Ovarachse parallelen Wand in zwei Zellen geteilt. Diese beiden kleinen Zellen stellen zusammen mit der nächstoberen Tetradenzelle die physiologischen Antipoden dar. Genau die gleichen Verhältnisse wie bei *Stapelia* sollen sich nach Dop (30, p. 251) auch bei *Araujia albens* finden. *Oxypetalum coeruleum* zeigt dagegen ein etwas abweichendes Verhalten (30, p. 252). »Son sac embryonnaire, très allongé, provient de la segmentation en trois cellules de la cellule mère primordiale. Mais ici il ne se forme jamais trois antipodes; la cellule opposée au micropyle ne donne naissance qu'à deux cellules filles qui entrent rapidement en régression. Leur noyau se fragmente, leur protoplasme disparaît et à l'état adulte le sac embryonnaire est réduite à l'oospère, au synergides et au noyau secondaire.« Hier scheint also zum Unterschiede zu *Araujia* und *Stapelia* keine Weiterentwicklung der chalazalen Makrosporen zu drei physiologischen Antipoden vorzuliegen.

Trotzdem tritt aber eine Reduktion der Kerne des Embryosackes auf. Es ist aber aus der Angabe Dop's bisher noch nicht verständlich, ob auch diese Reduktion sich direkt durch die Ausbildung der unteren Makrosporen erklärt, obzwar ihnen nur ein vorübergehender Charakter zukommt, oder ob sich das Verhalten von *Oxyptalum* nur durch eine Ableitung von Formen verstehen läßt, wo das Fortbestehen der chala-zalen, antipodenähnlichen Makrosporen eine Reduktion des Embryosackes hervorruft.

Diese Übersicht über die neueren Befunde bei den *Contortae* ergibt, daß bei dieser Reihe im allgemeinen nur eine Archesporzelle zur Entwicklung gelangt. Nur in einzelnen Fällen wie bei *Asclepias*-Arten wurde auch eine fakultative Vermehrung der sporogenen Zellen beschrieben.

Dieser Vergleich ergibt ferner, daß bei den *Contortae* eine gerade in Anbetracht der geringen Zahl der untersuchten Formen außerordentlich große Mannigfaltigkeit des Stadiums der Makrosporenbildung beobachtet wurde. Während es bei den ursprünglichen Buddleiaceen noch die unterste Makrospore ist, die zum Embryosack auswächst, ist es bei anderen wie bei *Voyria* die oberste, aus welcher der Embryosack hervorgeht. Bei anderen Formen tritt gegenüber dieser scheinbaren Konstanz der Lage ein deutliches Fluktuieren auf, indem wie z. B. bei *Apocynum*- und *Asclepias*-Arten jede der Makrosporen zum Embryosack auswachsen kann. Dieses Fluktuieren der Entwicklungsmöglichkeit von einer Makrospore auf die andere stellt aber einen Ausdruck günstiger Entwicklung in dem Sinne dar, daß sie selbst zuerst eine Förderung aller voraussetzt, während ihre respektive Entwicklung dann nur von geringen Konstellationsänderungen abhängig ist. Dies läßt sich aus dem parallelen Auftreten der gleichzeitigen Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen bei *Asclepias* erkennen. Mit diesen Modifikationen erschöpft sich aber die Mannigfaltigkeit der Verhältnisse bei den *Contortae* noch lange nicht. Der Fall von *Asclepias*, wo mehrere Makrosporen eine Weiterentwicklung zeigen, obwohl schließlich nur eine von ihnen zum reifen Embryosack wird, führt zu dem Verhalten von *Stapelia* und *Aranjia*, wo die beiden

chalazalen Makrosporen sich nach Ausbildung einer Längswand zu drei physiologischen Antipoden entwickeln. Eine Reihe von Formen, wie *Vinca minor* und *Ceropegia Sandersonii*, über welche Angaben von Vesque vorliegen, ferner *Stapelia*, *Aranjia* und *Oxypetalum* sind dadurch ausgezeichnet, daß die Wand zwischen den beiden oberen Makrosporen bald rückgebildet wird. Diejenigen Formen aber, welche wie *Stapelia* ephemere Wandbildung und eine Einbeziehung mehrerer Makrosporen in den Embryosack aufweisen, bilden eine morphologische Zwischenstufe zu dem Verhalten von *Vincetoxicum*, wo die Wandbildung vollkommen ausfällt und alle vier Makrosporen in den Embryosack einbezogen werden. Ob die Formen, bei welchen nur eine Dreizahl von Makrosporen beobachtet wurde, diese Reduktion selbst auf Grund sekundärer Verschmelzung zeigen, ob sie sich nur von Formen ableiten lassen, die eine solche Verschmelzung aufwiesen, oder ob es sich hier endlich um eine durch die Lagerung der Zellen bedingte Fehldeutung handelt, bleibt noch dahingestellt. Daß hier aber eine direkte Reduktion der Makrosporenzahl vorliegen soll, erscheint deshalb ohne nähere Nachuntersuchung nicht ganz wahrscheinlich, weil die Verhältnisse bei den Contorten sonst so häufig auf eine Förderung dieser Stadien hindeuten. Diese Förderung kommt auf diesem Stadium in dem Fluktuieren der Lage, in der Entwicklungsfähigkeit mehrerer Makrosporen und endlich in der langen Lebensdauer und der physiologischen Bedeutung der Makrosporen zum Ausdruck, die selbst nicht zur Weiterentwicklung gelangen.

Die gleiche Mannigfaltigkeit, wie sie sich in den Stadien der Makrosporenentwicklung ausspricht, findet sich aber auch, was die Kernzahl im reifen Embryosack betrifft. Außer der normalen Achtzahl der Kerne wurde auch eine Reduktion und eine Vermehrung derselben beschrieben. Die Vermehrung kann sich nun entweder auf die Antipoden oder wie bei *Loyria* auf die Polkerne oder endlich auf die mikropylaren Kerne wie bei *Vincetoxicum* beziehen. Eine Vermehrung der Antipoden wurde bisher bei Gentianen beobachtet, wo sich bei einem einzigen Schnitte elf Zellen feststellen lassen,

ferner fakultativ auch bei Arten der Gattung *Asclepias*. Daß diese Vermehrung der Antipoden einer Förderung dieser Stadien entspricht, kommt auch darin zum Ausdruck, daß mit der Vermehrung auch eine enorme Größenzunahme einer relativ geringeren Anzahl von Antipoden parallel auftreten kann. Neben diesen Fällen mit vergrößerter Kernzahl wurden auch solche beschrieben, wo sich gegenüber dem Normalfall eine Verringerung der Kernzahl findet. So konnte Dop bei *Stapelia* und *Araujia* einen fünfkernigen Embryosack feststellen, dessen Eiapparat und oberer Polkern der terminalen, dessen zweiter Polkern der nächstfolgenden Antipode entspricht. Diese Reduktion der Kernzahl dürfte sich hier nun durch die Förderung der basalen Makrospore erklären, deren Konkurrenz eine normale Weiterentwicklung der terminalen Makrospore unmöglich macht. Wir haben es hier daher mit einer gerade durch eine Förderung bedingten Reduktion zu tun. Von solchen Formen dürfte sich der Typus von *Oxyptalum coeruleum* ableiten lassen, wo die Kerne des Embryosackes demjenigen von *Stapelia* homolog sind, wo aber die beiden chalazalen Makrosporen keine weitere Teilung aufweisen und nur kurze Lebensdauer besitzen. Außer diesen Fällen mit reduzierter Kernzahl des Embryosackes wurde von Frye bei Arten der Gattung *Asclepias* auch eine fakultative Reduktion der Antipoden beschrieben, wobei es allerdings noch der Nachuntersuchung bedarf, ob es sich hier nicht doch um eine Fehldeutung handelt. Wenn sich dieser Befund aber tatsächlich bestätigen sollte, so wäre es notwendig festzustellen, unter welchen Umständen bei *Asclepias* eine Vermehrung, unter welchen eine Reduktion der Kernzahl eintritt. In Anbetracht der großen Variation, die bei den Stadien der Makrosporenbildung auftritt, wäre auch die Variation dieser folgenden Stadien gerade als ihre Konsequenz wohl zu begreifen. Man könnte sehr wohl verstehen, wenn in dem Falle, wo der Embryosack aus einer der oberen Makrosporen hervorgeht oder wo mehrere Makrosporen eine Weiterentwicklung zeigen, eine Reduktion der Kernzahl im Sinne von *Stapelia* auftritt, während die gleichen Faktoren, welche die vermehrte Entwicklungsfähigkeit der Makrosporen bedingen, bei einer

Reifung der chalazalen Makrospore die Vermehrung der Antipoden hervorrufen.

Auf diese Weise würden sich die bei den *Contortae* beschriebenen Verhältnisse als verschiedenartige, stets durch eine Förderung dieser Stadien hervorgerufene Modifikationen zueinander in Beziehung setzen lassen. Daß tatsächlich eine solche Förderung vorliegt, kommt nicht nur in der Begünstigung der Makrosporen, wie sie sich in dem Fluktuieren und der Ausdehnung der Entwicklungsfähigkeit auf mehrere Tetradenzellen und in der fakultativen Zunahme der Lebensdauer bei den rudimentären Makrosporen ausspricht, auch nicht nur in der Vermehrung und der außerordentlichen Größenzunahme mancher Antipoden und in dem Auftreten von Tracheiden zum Ausdruck, sie dürfte sich vielleicht auch in der Polyembryonie und der vermuteten Parthenogenese von *Vincetoxicum* aussprechen.

Es dürfte vielleicht unberechtigt erscheinen, die *Contortae* in einen Vergleich einzubeziehen, der es zur Aufgabe hat, die Beziehung des sechzehnkernigen Embryosackes zu den anderen Modifikationen zu erklären. Dies soll nur damit gleichsam entschuldigt werden, daß die Reihe die gleichen Entwicklungstendenzen aufzuweisen scheint, wie sie sich auch bei den Reihen mit sechzehnkernigen Embryosäcken aussprechen, so daß die Feststellung eines sechzehnkernigen Embryosackes hier beinahe zu erwarten sein dürfte.

Zusammenfassung der allgemeinen Resultate.

Die Untersuchungen der letzten Jahre haben bereits ergeben, daß der sechzehnkernige Embryosack keinen isolierten Typus bildet, sondern daß er mit anderen Typen in Beziehung steht. Ich habe es mir nun zur Aufgabe gemacht, nachzuweisen, daß dieser Typus sich ebenso wie zahlreiche andere parallel auftretende Modifikationen des Embryosackes als Ausdruck günstiger Entwicklungsverhältnisse erklären läßt.

Hiermit soll jedoch keineswegs gesagt sein, daß günstige Bedingungen notwendig zur Ausbildung eines sechzehnkernigen Embryosackes führen. Daß dies keineswegs der Fall

ist, kommt z. B. darin zum Ausdruck, daß viele Monochlamydeen ebenso wie die *Rosales*, Formenkreise, deren Begünstigung dieser Stadien aus den Modifikationen zahlreicher Merkmale zu ersehen ist, nicht durch das Auftreten eines sechzehnkernigen Embryosackes ausgezeichnet sind. Wenn ich nun behaupte, daß der sechzehnkernige Embryosack einen Ausdruck günstiger Ernährungsverhältnisse darstellt, so soll hiermit bloß gesagt sein, daß diese Modifikation des Embryosackes, wenn sie auch nicht durch günstige Verhältnisse hervorgerufen wird, so doch an günstige Verhältnisse gebunden erscheint. Dieser Behauptung dürfte auch die Tatsache nicht widersprechen, daß der sechzehnkernige Embryosack in ganz verschiedenartigen Ovula, daß er einerseits wie bei den *Myrtales* und *Tricoccae*, in einem mächtigen, andererseits wie bei den Araceen und Kompositen auch in einem ganz schwachen Nucellus auftreten kann. Diese ungleiche Ausbildung des umgebenden Gewebes dürfte jedoch einen Hinweis dafür bilden, daß nicht die absolute, dem ganzen Ovulum zur Verfügung stehende, sondern nur die relative, den hier betrachteten Zellen zuströmende Nährstoffmenge von Bedeutung ist, indem ein geringerer Nahrungsstrom bei den Zellen eines schwachen Nucellus die gleichen Erscheinungen auszulösen imstande ist, wie sie ein starker Nahrungsstrom in einem mächtigen Nucellus hervorrufen kann.

Von den bisher vertretenen Anschauungen weicht die meine insofern prinzipiell ab, als ich im Gegensatz zu Ernst die Anschauung vertrete, daß die Teilungen im Embryosack, wenn sie auch einem anderen Vorgang homolog sind, doch von der Art der Makrosporenbildung abhängig sind und daß ferner auch zwischen der Vermehrung der Kerne des Embryosackes vor der Wandbildung und der Vermehrung der Antipodenzellen nach erfolgter Wandbildung (31, p. 243) eine Beziehung besteht. Im gleichen Sinne wie Ernst hat sich in neuester Zeit auch Palm ausgesprochen, indem er behauptet (89, p. 238), »der *Clintonia*-Embryosack dürfte eine Weiterentwicklung des *Lilium*-Sackes in derselben Richtung wie der von *Peperomia* aus dem von *Piper* darstellen. . . ,

daß bei dem einen nur einer der Megasporenkerne weitere Teilungen ausführt, scheint mir nicht der Ableitung der sechzehnkernigen Embryosäcke aus einem vom *Lilium*-Typ entgegenzustehen, dies beweist das gelegentliche Auftreten von Embryosäcken mit dieser Kernzahl bei *Ulmus americana*«. Für ihn besteht daher, ebenso wie für Ernst zwischen der Zahl der Makrosporen und der Anzahl der Kerne in der Makrospore keine Beziehung. In diesem Sinne würden wir es nun beim sechzehnkernigen ebenso wie beim vierkernigen Embryosack mit einem eindeutigen Ausdruck von Reduktion zu tun haben, denn beide weisen eine Reduktion der Teilungszahl jeder Einzelmakrospore auf. Diese Teilungszahl der einzelnen Makrospore stellt jedoch das Merkmal dar, dem im Sinne dieser Schlußfolgerung allein Bedeutung zukommt. Gegen diese Auffassung möchte ich mich jedoch schon rein theoretisch wenden. Es erscheint mir ganz und gar willkürlich, nur dem einen Merkmal, der Teilungszahl der Makrosporen, Aufmerksamkeit zu schenken, das Merkmal der Zahl der entwicklungsfähigen Makrosporen aber vollständig zu vernachlässigen. Deskriptiven Zwecken mag dies ja bis zu einem gewissen Grad genügen, ein wahres Bild der Verhältnisse wird auf diese Weise jedoch kaum erzielt werden. Mit dieser Annahme, daß nur eines der Merkmale von Wert ist, das andere aber nicht, wird die Sachlage scheinbar wohl vereinfacht, tatsächlich wird hierdurch aber nur ein Problem verhüllt oder ausgeschaltet.

Meiner Auffassung nach, besteht aber zwischen diesen beiden Merkmalen ein eindeutiges Kausalverhältnis. Günstige Lebensbedingungen rufen die Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen einer Tetrade hervor, die sich beim sechzehnkernigen Typus zu einem einzigen Embryosack vereinigen. Gerade diese Weiterentwicklung aller vier Makrosporen ist aber infolge der hierdurch erhöhten Konkurrenz die Ursache einer Reduktion der Teilungszahl jeder einzelnen Tetradenzelle. Es gelangen hier daher statt zweiunddreißig nur sechzehn Kerne zur Entwicklung. Die Behauptung, daß der sechzehnkernige Embryosack den Ausdruck einer Förderung darstellt, findet nun in einem Vergleich der Formenreihen, die

sechzehnkernige Embryosäcke zur Entwicklung bringen, eine Stütze, da diese Reihen auch sonst zahlreiche Modifikationen umfassen, die durch eine analoge Förderung zu erklären sind.

Die Begünstigung dieser Stadien kommt in der häufigen Weiterentwicklung mehrerer Zellen einer Tetrade zum Ausdruck, sie ist aber auch schon aus dem bei diesen Reihen so häufigen Fluktuieren der Lage der entwicklungs-fähigen Makrospore zu erschließen. Dieses Fluktuieren erscheint nun aus dem Grunde als ein Ausdruck der Förderung, daß bei gesteigerter Aktivität aller Makrosporen kleine Schwankungen der Konstellation bereits hinreichen, um eine Lageveränderung der dominierenden Makrospore hervorzurufen. Das Fluktuieren kann nun innerhalb der hier behandelten Reihen gleichsam verschiedene Grade erreichen, indem eine bestimmte Lage für ganze Familien einer Reihe oder nur mehr für Gattungen Konstanz aufweist, in manchen Fällen dagegen auch schon innerhalb einer einzigen Gattung zu wechseln vermag. Diese Fälle, wo sich bei derselben Gattung verschiedene, respektive alle Makrosporen zu Embryosäcken umwandeln können, bilden gleichsam einen Übergang zu dem Verhalten, wo alle Makrosporen sich gleichzeitig weiter zu entwickeln vermögen. In unmittelbarer Nähe derjenigen Fälle, wo mehrere Makrosporen sich weiter entwickeln, treten ferner auch solche Modifikationen auf, wo nur eine, und zwar die mikropylare Makrospore dominiert, die drei chalazalen dagegen durch einzelne Kernteilungen, vor allem aber durch eine lange Lebensdauer eine besondere Vitalität zum Ausdruck bringen. Außer in dem Verhalten der Makrosporen drückt sich die Begünstigung dieser Stadien aber auch in der Ausbildung der Antipoden aus. Eine Förderung dieser Zellen ist innerhalb der Reihen mit sechzehnkernigen Embryosäcken eine sehr häufige Erscheinung. Diese Förderung kommt entweder in einem besonderen Größenwachstum der Antipoden oder in einer Vermehrung zum Ausdruck, die bei *Heckeria*, *Piper*, *Daphne*, *Antennaria*, *Bellis*, *Ananassa*, Dorstenien und *Pandanus* zur Ausbildung eines Gewebes führt. Aus der Vermehrung der Antipoden ist die Begünstigung dieser Stadien unzweideutig zu entnehmen. Modifikationen

des sechzehnkernigen Embryosackes, wie sie bei *Ulmus* oder *Gunnera* auftreten, bilden auch in gewissem Sinne Übergangsstufen zu diesen Formen mit vermehrten Antipoden. Diese Schlußfolgerung läßt ferner auch das parallele Auftreten der Typen von *Piper Bethel* und *Peperomia* vor allem aus dem Grunde als zwingend erscheinen, daß die Vermehrung der Antipoden von *Piper* bereits im Vierkernstadium angedeutet ist, ja sogar ebenso wie der sechzehnkernige Typus zu einem noch früheren Zeitpunkt in dem besonderen Plasmagehalt der Archesporzelle begründet erscheint. Es ist daher nur auf geringe Konstellationsunterschiede zurückzuführen, daß in dem einen Falle ein sechzehnkerniger Embryosack mit gleichmäßiger Entwicklung aller Kerne, in dem anderen Fall ein achtkerniger Embryosack mit starker Vermehrung der Antipoden zur Entwicklung gelangt. Diese günstigen Ernährungsverhältnisse, die eine Förderung der Antipoden hervorrufen, sind es jedoch auch, die eine besondere Entwicklung des Endosperms veranlassen, wie es in der Ausbildung eines basalen Endospermapparates eines Endospermhaustoriums, respektive in der Ausbildung haustorieller Endospermkerne an der Basis eines Makrosporenhaustroriums, das seinerseits wieder ein Produkt der Begünstigung ist, zum Ausdruck kommt.

Diese durch günstige Verhältnisse bedingte Entwicklungsförderung ist es aber ferner auch, die in vielen Fällen gerade eine sekundäre Reduktion einzelner Stadien veranlassen kann. Auf diese Weise erklärt sich z. B. die auffallende Erscheinung, daß es in diesen Reihen neben der mächtigen Förderung zuweilen auch zu einer völligen Unterdrückung der Antipoden kommt. Diese Reduktion der Antipoden kann wie bei Önothereen und manchen Kompositen durch die besondere Lebensfähigkeit der chalazalen Makrosporen, bei *Emilia* durch die Konkurrenz eines der Chalaza benachbarten Embryosackes, bei *Dahlia* durch die Weiterentwicklung von Nucellarzellen veranlaßt werden. Die Verschärfung der Konkurrenz, wie sie durch die Förderung mehrerer benachbarter Makrosporen hervorgerufen wird, kann ferner in manchen Fällen, wie z. B.

bei *Elatostema acuminatum*, *Aglaonema* und *Nephtytis* zur Ausbildung von vier vierkernigen Embryosäcken führen. Diese Fälle bilden kausalmechanisch ein vollkommenes Analogon zu dem Auftreten sechzehnkerniger Embryosäcke. Als Beispiele einer viel weitergehenden, durch Förderung bedingten Reduktion mögen ferner die Fälle gelten, bei welchen die starke Vermehrung der sporogenen Zellen die Ursache bildet, daß überhaupt kein reifer Embryosack zur Entwicklung gelangt. Diese Erscheinung könnte vielleicht einen Weg weisen, auf welchem Parthenokarpie zur Entwicklung gelangt ist. Eine analoge Doppelperscheinung von Reduktion und Förderung liegt auch den Fällen von Aposporie zu Grunde, wobei es Beachtung verdient, daß Aposporie in Begleitung von Parthenogenesis gerade in solchen Reihen festgestellt worden ist, die wie die Rosaceen und Kompositen erwiesenermaßen durch eine Förderung dieser Stadien charakterisiert sind.

Im Gegensatz zu diesen Fällen, wo die günstigen Ernährungsverhältnisse nur indirekt, gerade infolge ihrer fördernden Wirkung die Ursache einer Hemmung bilden, finden sich jedoch scheinbar auch solche Fälle, wo sie direkt die Hemmung eines Vorganges veranlassen. Es dürfte wohl viel dafür sprechen, daß »der Zufluß besonderer Nahrungsstoffe, wie er sich bei den apogamen Arten in der Inhaltsfüllung der Zellen und in der Anschwellung kundgibt«, der nach Strasburger (108, p. 145) »wohl solche Vorgänge (apogame Fortpflanzung) auslöst«, auch schon die Hemmung der Reduktionsteilung verursacht. Auf diese Weise würde es sich erklären, daß bei den hier besprochenen Formkreisen einerseits wie bei *Houttuynia*, *Elatostema acuminatum*, *Chondrilla juncea*, *Taraxacum* und *Hieratium excellens* eine Hemmung, in anderen Fällen, wie bei *Elatostema acuminatum* ein völliges Ausbleiben der Reduktionsteilung zu beobachten ist. Diese günstigen Ernährungsverhältnisse sind es aber auch, die späterhin trotz des fehlenden Befruchtungsreizes eine Weiterentwicklung der somatischen Eizelle ermöglichen. So könnte sich das vielfach final gedeutete Ausfallen der Reduktionsteilung bei parthenogenetischer Weiterentwicklung

kausal erklären lassen. Die Parthenogenesis würde dann in doppeltem Sinne einen Beweis für die Begünstigung dieser Stadien bilden. Modilewski hatte aber bereits auf einen Parallelismus von Parthenogenesis und Vermehrung der Antipoden hingewiesen (80, p. 441). Dieser Parallelismus würde sich im Sinne dieser Darstellung kausal damit erklären, daß die gleiche Ursache, welche die Vermehrung der Antipoden hervorruft, auch zur parthenogenetischen Entwicklung führt.

In Anbetracht dessen, daß die jungen Stadien der Entwicklung des Ovulums bei diesen Reihen so häufig durch eine Förderung charakterisiert sind, erscheint es auffallend, daß bei ihnen selten eine Vermehrung des Archespors oder das Auftreten mehrerer achtkerniger Embryosäcke beobachtet worden ist. Wenn nun das Auftreten sechzehnkerniger Embryosäcke, wie das Verhalten von *Acalypha* beweist, entgegen der Annahme Fisher's (32, p. 232) auch nicht an das Vorkommen eines einzelligen Archespors gebunden ist, so dürfte aus der Verteilung dieser Merkmale wohl hervorgehen, daß die Ausbildung eines mehrzelligen Archespors nicht die Ausbildung sechzehnkerniger, sondern die Entwicklung mehrerer achtkerniger Embryosäcke begünstigt. Dies bedarf allerdings erst der zellmechanischen Begründung.

Wenn ich nun der Übersicht über die Reihen, die einen sechzehnkernigen Embryosack zur Entwicklung bringen, auch einen Vergleich der *Contortae* angeschlossen habe, so geschah es aus dem Grunde, daß sich hier eine so weitgehende Analogie in der Ausbildung dieser Stadien beobachten läßt. Diese Analogie kommt in der fluktuierenden Entwicklung der Makrosporen, von denen manchmal jede einzelne einen fakultativen Embryosack darstellt, in der gleichzeitigen Weiterentwicklung mehrerer Tetradenzellen, in dem Vorkommen einer besonderen Vitalität der basalen Makrosporen, die auch als Ersatzantipoden eines fünfkernigen Embryosackes fungieren können, zum Ausdruck. Sie läßt sich auch in einer bisweilen bedeutenden Förderung der Antipoden, der Polkerne oder sogar der mikropylaren Kerne konstatieren. Auch die vermutete Parthenogenesis von *Vincetoxicum* würde in diesem Sinne sprechen. Die Analogie in der morphologischen Ent-

wicklung der hier verglichenen Stadien geht daher so weit, daß man bei den *Contortae* auch das Vorkommen eines sechzehnkernigen Embryosackes beinahe erwarten möchte.

Literaturverzeichnis.

1. Arnoldi W., Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen. Trav. d. Mus. bot. d. l'acad. imp. d. Sc. St. Pétersbourg, IX, 1912.
2. Armour H. M., On the morphology of Chloranthus. New Phytol., V, 1906.
3. Briosi G. e Tognini F., Intorno all' Anatomia della Canapa (*Cannabis sativa* L.). Istituto botanico della Univ. di Pavia, III, 1894.
4. Brown W. H., The nature of the embryo-sac of *Peperomia*. Bot. Gaz., XLVI, 1908.
5. Caldwell O. W., On the life-history of *Lemna minor*. Bot. Gaz., XXVII, 1899.
6. Campbell D. H., Notes on the structure of the embryo-sac in *Sparganium* and *Lysichiton*. Bot. Gaz., XXVII, 1899.
7. Campbell D. H., Studies on the flower and embryo of *Sparganium*. Proc. Calif. Ac. Science Bot. I, 1897—1900.
8. Campbell D. H., Die Entwicklung des Embryosackes von *Peperomia pellucida* Knuth. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 17, 1899.
9. Campbell D. H., A peculiar embryo-sac in *Peperomia pellucida*. Ann. of Bot., 13, 1899.
10. Campbell D. H., Studies on the Araceae. Ann. of Bot., XIV, 1900.
11. Campbell D. H., The embryo-sac of *Peperomia*. Ann. of Bot., XV, 1901.
12. Campbell D. H., Recent investigations upon the embryo-sac of Angiosperms. Am. Nat., XXXVI, 1902.
13. Campbell D. H., Studies on the Araceae. The embryo-sac and embryo of *Aglaonema* and *Spathicarpa*. Ann. of Bot., XVII, 1903.
14. Campbell D. H., Studies on the Araceae. Ann. of Bot., XIX, 1905.
15. Campbell D. H., The embryo-sac of *Pandanus*. Bull. Torr. bot. Club, XXXVI, 1909.
16. Campbell D. H., The embryo-sac of *Pandanus*. Bull. Torr. bot. Club, XXXVII, 1910.
17. Campbell D. H., The embryo-sac of *Pandanus*. Ann. of Bot., XXII, 1908.
18. Carano E., Alcune osservazioni sull' embriogenesi delle Asteracee. Annali di Bot., XI, 1913.
19. Carano E., Su particolari anomalie del sacco embrionale di »*Bellis perennis*«. Annali di Bot., XI, 1913.
20. Chauveaud L. G., De la reproduction chez les *Dompte-Venin*. Thèse. Paris 1892.

21. Cook M. T., The embryology of Rhizophora. Bull. Torr. bot. Club. 34, 1907.
22. Cunningham D. D., On the phenomena of fertilization in Ficus Roxburghii, Wall. Ann. of the Roy. Bot. Gard. Calcutta I, 1889.
23. Dahlgren Ossian K. V., Der Embryosack von *Plumbagella*. Ein neuer Typus unter den Angiospermen. Arkiv för Botanik. Bd. 14, 1915.
24. Dessiatoff N., Zur Entwicklung des Embryosackes von *Euphorbia virgata*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXIX, 1911.
25. Dietz S., Über die Entwicklung der Blüte und Frucht von *Sparganium* Tourn. und *Typha* Tourn. Bibliotheca botanica 1887.
26. Donati G., Di alcune particolarità embriologiche in Poinsettia pulcherrima. Atti della R. Acc. dei Lincei. Roma, XXI, 1912.
27. Donati G., Ricerche embriologiche sulle Euphorbiaceae. Annali di Bot., XI, 1913.
28. Dop P., Sur le développement de l'ovule des Asclépiadées. Compt. rend. Acad. d. Scienc., 135, 1902.
29. Dop P., Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperme des Buddleia. Bull. d. l. Société bot. d. France, 1913, 60.
30. Dop P., Sur l'ovule et la fécondation des Asclépiadées. Compt. rend. Acad. d. Science, 136, 1903.
31. Ernst A., Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 26, 1908.
- 31 a. Ernst A., Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. Aarau 1908.
32. Fisher G. C., Seeddevelopment in the genus Peperomia. Bull. Torr. Bot. Cl., 41, 1914.
33. Frisendahl A., Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. K. Vet. Ak. Handl., 48, 1913.
34. Frye T. C. A morphological study of certain Asclepiadaceae. Bot. Gaz., XXXIV, 1902.
35. Frye T. C. and Blodgett E. B., A contribution to the life history of *Apocynum androsaemifolium*. Bot. Gaz., 40, 1905.
36. Geerts J. M. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Recueil des Trav. Bot., Néerland V., 1909.
37. Gibelli G. und Ferrero F., Intorno allo sviluppo dell'ovulo e dell' seme della *Trapa natans*. Malpighia V, 1891.
38. Gow J. E., Morphology of *Spathyema foetida*. Bot. Gaz., XLIII, 1907.
39. Gow J. E., Embryogony of *Arisema triphyllum*. Bot. Gaz., XLV, 1908.
40. Gow J. E., Studies in Araceae. Bot. Gaz., XLVI, 1908.
41. Gow J. E., Observations on the Morphology of the Aroids. Bot. Gaz., LVI, 1913.
42. Günther W., Beiträge zur Anatomie der Myrtifloren. Dissert. Breslau 1905.

43. Guérin P., Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes. Journ. d. Bot., XVII, 1903.
44. Guérin M. P., Recherches sur le développement et la structure anatomique du tégument séminal des Gentianacées. Journ. de Bot., XVIII, 1904.
45. Guérin P., Reliquiae Treubianae I. Recherches sur la structure anatomique de l'ovule et de la graine des Thyméléacées. Ann. jard. bot., XIV., 1915.
46. Häuser R., Untersuchungen an Makrogametophyten der Piperaceen. Beiträge zur allgemeinen Botanik, 1. Bd., 1916.
47. Hegelmaier F., Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Euphorbia dulcis* Jacq. (*purpurata* Thuill). Ber. d. Deutsch. bot. Ges., XXI, 1903.
48. Hofmeister W., Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1858, 1. Bd.,
49. Hofmeister W., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Abh. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss., 5, 1861.
50. Holmgren J., Die Entwicklung des Embryosackes bei *Anthemis tinctoria*. Svensk bot. Tid., 9, 1915.
51. Holmgren J., Zur Entwicklungsgeschichte von *Butomus umbellatus* L. Svensk. bot. Tid., 7, 1913.
52. Jacobsson-Stiasny E., Versuch einer histologisch-phylogenetischen Bearbeitung der *Papilionaceae*. Diese Sitzungsber., CXXII, 1913.
53. Jacobsson-Stiasny E., Die spezielle Embryologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei anderen *Rosales*. Denkschr. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl., 1913.
54. Jacobsson-Stiasny E., Versuch einer embryologisch-phylogenetischen Bearbeitung der *Rosaceae*. Diese Sitzungsber., CXXIII, 1914.
55. Jacobsson-Stiasny E., Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. Diese Sitzungsber., CXXIII, 1914.
56. Johnson D. S., On the development of *Saururus cernuus*. Bull. Torr. bot. Club, 27, 1900.
57. Johnson D. S., The seeddevelopment in the Piperales and its bearing on the relationship of the order. John Hopk. Univ. Circ., Nr. 178, 1905.
58. Johnson D. S., On the endosperm of *Peperomia pellucida*. Bot. Gaz., 30, 1900.
59. Johnson D. S., On the development of certain Piperaceae. Bot. Gaz., 34, 1902.
60. Johnson D. S. A new type of embryo-sac in *Peperomia*. Johns Hopkins Univ. Circ., 195, 1907.
61. Johnson D. S., Studies in the development of the Piperaceae. Journ. of experim. zoology, 9, 1910.
62. Johnson D. S., Studies of the development of the Piperaceae. Am. Journ. of Bot., vol. I, 1914.

63. Johnson D. S., Studies on the Development of *Peperomia hispidula*. The John Hopkins Univ. Circ.
64. Johow F. Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. f. wiss. Bot., 20, 1889.
65. Juel H. O. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. K. Svensk. Vet.-Ak. Handl., 33, 1900.
66. Juel H. O. Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. Arkiv för Botanik, Bd. 2, 1904.
67. Juel H. O. Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Svensk. Vet.-Ak. Handl., Bd. 39, 1905.
68. Juel H. O. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. N. Acta Reg. Soc. Scient. Ups., 2, 1911.
69. Körnicke M. Studien an Embryosack-Mutterzellen. Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1901.
70. Kronfeld M. Fruchtbildung ohne Befruchtung. Biol. Zentralbl., 10, 1890.
71. Land W. J. G. Double fertilization in Compositae. Bot. Gaz., XXX, 1900.
72. Leclerc du Sablon M. Sur la symbiose du Figuier et du Blastophage. Compt. rend. Ac. Scienc. Paris, CXLIV, 1907.
73. Leclerc du Sablon M. Observations sur les diverses formes du Figuier. Rev. gén. d. Bot., t. 20, 1908.
74. Leclerc du Sablon M. Structure et développement de l'albumen du Caprifiguier. Rev. gén. d. Bot., t. 20, 1908.
75. Leclerc du Sablon M. Sur un cas de Parthénogénèse du Figuier de Smyrne. Rev. gén. de Bot., t. 22, 1910.
76. Longo B. Acrogamia aporogama nel *Ficus domestico* (*Ficus Carica* L.). Ann. di Botan., III, 1905.
77. Longo B. Su la pretesa esistenza del micropilo nel *Ficus Carica* L. — Sul *Ficus Carica* L. Ann. di Botan., IX, 1911.
78. Lyon F. M. A contribution to the life-history of *Euphorbia corollata*. Bot. Gaz., XXV, 1898.
79. Malte P. M., Embryologiska och cytologiska undersökningar öfver *Mercurialis annua*. Diss. Lund, 1910.
80. Modilewski J. Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora 98, 1908.
81. Modilewski J. Zur Embryobildung einiger Onagraceen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., XXVII, 1909.
82. Modilewski J. Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., XXVII, 1909.
83. Modilewski J. Über die anormale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris* L. und anderen Euphorbiaceen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., XIX, 1911.

84. Modilewski J., Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXVIII, 1910.
85. Mücke M., Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von *Acorus calamus*. Botan. Zeit., 66, 1908.
86. Osawa J., On the Development of the Pollen-Grain and Embryo-sac of *Daphne odora*. Journ. of the College of Agriculture, Tokyo 1913.
87. Palm Bj., Zur Embryologie der Gattungen *Aster* und *Solidago*. Acta horti Bergiani 1914.
88. Palm Bj., Über die Embryosackentwicklung einiger Compositen. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 8, 1914.
89. Palm Bj., Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm 1915.
90. Pickett, The development of the embryo-sac of *Arisaema triphyllum*. Bull. Torr. bot. Club 1913.
91. Prohaska K., Der Embryosack und das Endosperm in der Gattung *Daphne*. Bot. Zeit. 41, 1883.
92. Rössler W., Ein neuer Fall des Durchganges eines Pollenschlauches durch das Integument. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXIX, 1911.
93. Rosenberg O., Cytological Studies on the apogamy in *Hieracium*. Botan. Tidskr. 28, 1908.
94. Rosenberg O., Über die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. Svensk bot. Tidskr. 3, 1909.
95. Rosenberg O., Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk bot. Tidskr. 3, 1909.
96. Rosendahl C., Embryosac development and embryo of *Symplocarpus foetidus*. Minn. Bot. Stud. 4, 1909.
97. Schaffner J. H., The development of the stamens and carpels of *Typha latifolia*. Bot. Gaz., XXIV, 1897.
98. Rosenberg O., Über die Apogamie bei *Chondrilla juncea*. Svensk bot. Tidskr. 6, 1912.
99. Schmidt H., Über die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von *Euphorbia* L. und *Diplocyathium* n. g.
100. Schnegg H., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*. Flora, 90, 1902.
101. Schweiger J., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen. Flora, 94, 1905.
102. Servettaz C., Monographie des Eléagnacées. Beih. Bot. Centr. Bd. 25, 1909.
103. Shattuck Ch. H., A morphological study of *Ulmus americana*. Bot. Gaz., XL, 1905.
104. Shibata K. and Miyake K., Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. Bot. Mag. Tokyo, XXII, 1908, Nr. 261.
105. Solms-Lanbach H., Die Herkunft, Domestikation und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaumes (*Ficus Carica* L.). Abhandlungen d. K. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen, 28. Bd., 1882.

106. Stephens E. L., A preliminary note on the embryo-sac of certain Penaeaceae. Ann. of Bot. 22, 1908.
 107. Stephens E. L., The embryo-sac of certain Penaeaceae. Ann. of Bot. 23, 1909.
 108. Strasburger E., Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot. 41, 1905.
 109. Strasburger E., Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histologische Beiträge. 1909.
 110. Strasburger E., Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei den Urticaeen. Jahrb. f. wiss. Bot., 47. Bd., 1910.
 111. Täckholm G., Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung von *Lopezia coronata* Andr. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 8, 1914.
 112. Tischler G., Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermenfrüchten. Jahrbücher für wiss. Bot. 52, 1913.
 113. Treub M., L'organe femelle et l'embryogénese dans le ficus hirta. Ann. d. jard. bot. de Buit., 2e série, III, 1902.
 114. Treub M., L'Apogamie de l'elatostema acuminatum. Brongn. Ann. d. jard. bot. de Buit., 2e série, V, 1906.
 115. Went F. A. F. C., The development of the ovule, embryo-sac and egg in Podostemaceae. Rec. d. Trav. bot. Néerland. V, 1909.
 116. Werner E., Zur Ökologie atypischer Samenanlagen. Beihefte z. Bot. Centralbl., XXXII, 1914.
 117. Wettstein R. v., Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien 1911.
 118. Winge Ö., Oogenesis hos Senecio. Bot. Tidskr., Bd. 33, 1914.
 119. Winge Ö., Bestöbnings og befrugtnings-forhold hos Humulus Lupulus L. og H. japonicus Sieb. et Zuce. Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, 1914.
 120. Winkler H., Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg II. Ann. d. jard. bot. de Buit., IIe sér., V, 1906.
 121. Winkler H., Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progr. rei botan., Bd. 2, 1908.
 122. Zinger N., Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Infloreszenzen bei Cannabineen. Flora, 1898.
-